

Série A, 858

N° d'ordre
1638

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JACQUES POTTIER

Licencié ès sciences naturelles,
Diplômé d'études supérieures de Botanique,
Préparateur du Laboratoire de Botanique (Classification et familles naturelles des Cryptogames)
à l'École pratique des Hautes-Études.

**1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT
DE LA FEUILLE DES MOUSSES**

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 décembre 1920, devant la Commission d'examen.

MM. MATRUCHOT, président.
HÉROUARD, } examinateurs.
MAUGUIN, }

CHARTRES

IMPRIMERIE DURAND

RUE FULBERT

—
1920

*Recherches sur le développement
de la feuille des Mousses*

Série A, 858

N° d'ordre
1658

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

JACQUES POTTIER

Licencié ès sciences naturelles,
Diplômé d'études supérieures de Botanique,
Préparateur du Laboratoire de Botanique (Classification et familles naturelles des Cryptogames)
à l'École pratique des Hautes-Études.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES SUR LE DÉVELOPPEMENT
DE LA FEUILLE DES MOUSSES

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 20 décembre 1920, devant la Commission d'examen.



MM. MATRUCHOT, président.
HÉROUARD, } examinateurs.
MAUGUIN, }

CHARTRES

IMPRIMERIE DURAND

RUE FULBERT

1920

UNIVERSITÉ DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES

	MM.	
<i>Doyen.</i>	MOLLIARD,	professeur. Physiologie végétale.
<i>Doyen honoraire.</i>	P. APPELL.	
<i>Professeurs honoraires.</i>	P. PUISEUX.	
	VÉLAIN.	
	BOUSSINESQ.	
	BOUTY.	
<i>Professeurs.</i>	LIPPMANN.	Physique.
	E. PICARD.	Analyse supérieure et Algèbre supérieure
	G. BONNIER.	Botanique.
	KOENIGS.	Mécanique physique et expérimentale.
	GOURSAT.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	HALLER.	Chimie organique.
	JOANNIS.	Chimie (enseignement P. C. N.).
	JANET.	Électrotechnique générale.
	WALLERANT.	Minéralogie.
	ANDOYER.	Astronomie.
	PAINLEVÉ.	Mécanique analytique et mécanique céleste.
	HAUG.	Géologie.
	H. LE CHATELIER.	Chimie.
	G. BERTRAND.	Chimie biologique.
	M ^{me} P. CURIE.	Physique générale.
	CAULLERY.	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	C. CHABRIÉ.	Chimie appliquée.
	G. URBAIN.	Chimie.
	ÉMILE BOREL.	Calcul des probabilités et physique mathématique.
	MARCHIS.	Aviation.
	JEAN PERRIN.	Chimie physique.
	G. PRUVOT.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	MATRUCHOT.	Botanique.
	ABRAHAM.	Physique.
	CARTAN.	Mécanique rationnelle.
	CL. GUICHARD.	Géométrie supérieure.
	LEBESGUE.	Application de l'Analyse à la Géométrie.
	LAPICQUE.	Physiologie.
	GENTIL.	Géographie physique.
	VESSIOT.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	COTTON.	Physique théorique et Physique céleste.
	DRACH.	Mathématiques générales.
	N.	Histologie.
	N.	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparée.
	N.	Physique.
<i>Professeurs adjoints.</i>	LEDUC.	Physique.
	HÉROUARD.	Zoologie.
	LÉON BERTRAND.	Géologie.
	RÉMY PERRIER.	Zoologie (enseignement P. C. N.).
	LESPIEAU.	Chimie.
	SAGNAC.	Physique théorique et Physique céleste.
	PEREZ.	Zoologie (évolution des êtres organisés).
	RABAUD.	Biologie générale.
	PORTIER.	Physiologie.
	BLAISE.	Chimie organique.
<i>Secrétaire.</i>	PÉCHARD.	Chimie (enseignement P. C. N.).
	DANIEL TOMBECK.	

A LA MÉMOIRE
DE M. ED. PRILLIEUX

Hommage de respectueuse
reconnaissance.

J. P.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Je tiens avant de commencer l'exposé de mon travail à remercier ici tous ceux qui ont été mes maîtres dans la science botanique ou qui m'ont aidé de leurs conseils pour l'achèvement de cet ouvrage.

Je dois d'abord à la mémoire de M. Ed. Prillieux l'hommage de ma plus respectueuse reconnaissance. Ce savant voulut bien s'intéresser à mes débuts avec cette bonne grâce si connue de tous ceux qui eurent affaire à lui.

Je remercie vivement MM. les Professeurs Mangin, Costantin et Matruchot de l'intérêt qu'ils m'ont toujours témoigné et des conseils éclairés qu'ils me prodiguèrent.

Je dirai ici toute ma gratitude à M. le Dr F. Camus, qui fut mon premier maître dans la science des Mousses, ainsi qu'à MM. Culmann, Dismier, Cardot et Amann. Ces maîtres de la bryologie systématique vérifièrent et corrigèrent les déterminations de nombreux échantillons de Mousses que je leur soumis.

Je n'oublierai jamais le charmant accueil qui me fut fait à l'Institut botanique de Berne par M. le Professeur Ed. Fischer pendant les deux ans que je passai dans son laboratoire, où j'ai confectionné toutes les préparations qui m'ont servi pour cette thèse. Il suivit chaque jour les progrès de mes travaux et me guida dans mes recherches. C'est avec son propre microscope que j'ai travaillé pendant mon séjour dans ce délicieux pays. J'appris la technique microscopique sous la direction de son assistant M. de Büren, à qui j'exprime ici toute ma reconnaissance. M. Steck, directeur de la bibliothèque

de l'Université et de la ville de Berne et M. de Nussac, sous-directeur de la bibliothèque du Muséum de Paris ont facilité beaucoup mon travail en me procurant la bibliographie nécessaire à mes recherches.

Je remercie aussi M. Frey de Berne qui récolta mon matériel d'Andréacées.

MM. Durand, imprimeurs à Chartres et M. Demoulin, photographeur, ainsi que M. Besson (qui a dessiné les lettres de mes planches), ont apporté tous leurs soins à l'exécution très rapide et très soignée de cet ouvrage. Je leur en exprime ici toute ma reconnaissance.

Recherches sur le développement de la feuille des Mousses

Avant d'exposer mes recherches personnelles, il me semble indispensable de faire un résumé complet des travaux déjà parus sur le développement de la feuille des Mousses.

Le premier botaniste, à ma connaissance, qui s'occupa de cette question fut le Belge Charles Morren en 1840 (1).

Il choisit pour objet l'*Hypnum lucens* L. plus connu aujourd'hui sous le nom de *Pterygophyllum lucens* (L.) Bridel.

Il se représentait le cloisonnement d'une feuille de cette espèce comme celui d'un sac embryonnaire de Phanérogame angiosperme, c'est-à-dire allant des bords vers le centre. Son erreur provient de ce qu'il n'employait aucun réactif : ni colorant, ni fixateur, ni même d'éclaircissants. Il prit pour une simple cellule ce qui, en réalité, constituait déjà une feuille très jeune. Les cloisons cellulaires n'étaient visibles pour lui qu'au moment où elles commençaient à changer de nature chimique ; ce qui est le premier signe de leur différenciation.

Le plus ancien auteur qui ait étudié cette embryogénie a donc fait des constatations complètement en accord avec mes conclusions : à savoir, que ce sont les bords de la feuille et la pointe qui se différencient en premier lieu.

Il observa que, dans une feuille de 1 millimètre de longueur, les cellules sont presque toutes carrées et plus petites au milieu que sur les bords ; et même que le contenu de ces cellules marginales est moins dense que celui des cellules médianes. A un stade plus avancé ce serait l'inverse qui aurait lieu. Ce dernier processus doit être dû à ce que la forme définitive de la feuille de l'*Hypnum lucens* L. est très élargie. Nous

verrons en étudiant le *Mnium punctatum* (L., Schreb.) Hedw., dont la feuille est également très arrondie, qu'à la fin du développement la croissance est maxima à la périphérie. Cependant la marge elle-même et la cellule initiale, qui n'est autre qu'une cellule de marge située à la pointe, cessent leur développement de très bonne heure. Ce dernier exemple a permis néanmoins à Nägeli de donner une apparence de vraisemblance à ses vues erronées.

Schleiden en 1845 avoue dans sa Morphologie que les connaissances de son temps sur cette question laissent beaucoup à désirer.

C'est à cette époque que Carl Nägeli (2), dans une revue publiée en collaboration avec M. J. Schleiden, attaque les théories de ce dernier sur le développement de la feuille des Mousses.

Schleiden prétendait que la pointe serait toujours la partie la plus âgée d'une feuille et que cet organe serait poussé hors de la tige.

Pour Nägeli la feuille serait formée à l'origine d'une seule cellule placée sur le côté de la pointe de la tige. Il aurait observé cette cellule chez *Sphagnum* (Dill.) Ehrh., *Hypnum lycopodioides* Sanio, *Phascum cuspidatum* Schreb., *Leskea complanata* Hedw. Il décrit (*loc. cit.*, p. 178 à 181) et figure (*loc. cit.*, pl. II, fig. 15 à 20) le développement de la feuille chez *Phascum cuspidatum* Schreb. et *Leskea complanata* Hedw.

Les figures 15 à 20 de son travail représentent des jeunes feuilles de *Phascum cuspidatum* Schreb. vues de face. Il ressort de leur inspection que la cellule initiale à 2 pans de la feuille émet 2 files de segments séparés par une ligne en zig-zag délimitant la file de segments de droite de celle de gauche. En examinant ces segments des plus jeunes aux plus âgés on peut se rendre compte de la manière dont se produit le développement de chacun d'eux. La première cloison qui se forme dans un segment est parallèle au bord libre de la feuille et divise donc le segment en deux cellules : l'une marginale et l'autre interne. Dans un segment plus âgé on voit la cellule marginale divisée par une cloison perpendiculaire au bord de la feuille, alors que la cellule interne est restée indivise.

Dans un segment encore plus âgé la cellule interne est toujours indivise, alors que les 2 cellules issues de la cellule marginale se sont chacune divisées en 2 cellules par des cloisons parallèles au bord de la feuille. J'ai décrit ce développement d'après les figures 15, 16 et 17 de la planche II de ce travail. Les figures 18, 19 et 20 représentent des pointes de feuilles plus âgées montrant un deuxième type de développement. Il ressort de ces dessins que la première cloison qui apparaît dans la cellule appelée par moi interne est parallèle au bord de la feuille et apparaît d'une façon plus précoce que dans le premier type. Je n'insisterai pas davantage sur ces 2 modes de développement que Nägeli exprime par des formules. On retrouverait toujours chez les Mousses soit l'un soit l'autre et ils alterneraient entre eux suivant les parties de la feuille, les individus, les espèces et les genres. On rencontrerait surtout le premier type lorsque l'initiale de la feuille est allongée dans le sens du plan de symétrie de celle-ci. J'ai remarqué dans les dessins de Nägeli l'asymétrie des 2 côtés de la feuille, mais il n'en parle pas.

Il fait plus loin une très juste critique du travail de Morren et remarque que des feuilles de Mousses ayant $1/4$ ou $1/3$ d millimètre sont déjà formées de nombreuses cellules et non d'une seule comme le prétendait l'auteur belge. Nägeli a entrepris de vérifier ces résultats chez *Hypnum lycopodioides* Sanio Il a constaté que des feuilles longues de $1/9$ à $1/13$ de millimètre ont déjà formé toutes leurs cellules et possèdent l'aspect de feuilles adultes. Il a vu au début la croissance progresser suivant le mode centripète à partir de la pointe et des bords de la feuille. Ceci expliquerait pourquoi les cellules internes auraient déjà un contenu vert alors que les cellules externes seraient encore remplies d'une substance mucoïde incolore. Mais à ce premier stade en succéderait un autre (décrit page 184 et 185 de son travail) pendant lequel les cellules deviendraient plus grandes, les membranes plus épaisses ; de la substance extracellulaire serait sécrétée et donnerait aux parois leur double contour. Le contenu cellulaire deviendrait nettement granuleux, les plastides chlorophylliens apparaîtraient et s'appliqueraient contre les parois cellulaires dont le

contenu muqueux se transformerait en un liquide clair comme de l'eau. Ce que je retiens surtout dans la description de Nägeli c'est que ce seraient les cellules supérieures qui s'étendraient et transformeraient leur contenu tout d'abord. Cette métamorphose progresserait de cellule en cellule vers la base de la feuille. Les cellules inférieures seraient encore petites et munies de membranes délicates avec un contenu muqueux peu coloré alors que les cellules supérieures seraient beaucoup plus grandes, contiendraient un liquide clair comme de l'eau et des grains de chlorophylle contre les parois. Nägeli conclut que la multiplication cellulaire progresse de la base vers la pointe tandis que la croissance des cellules se produit d'abord à la pointe et se transmet ensuite à la base. Il prétend que Schleiden a tort de soutenir que les cellules inférieures de la base d'une jeune feuille, qui sont encore petites et à plasma homogène, soient susceptibles de se multiplier.

Dans la deuxième édition de ses Grundzüge (3) Schleiden en 1846 n'avait pas encore composé sa réplique. Il dit simplement (page 66 de la 2^e partie) que ses recherches sur l'origine des feuilles sont encore très fragmentaires, mais montreraient, tout au moins d'une façon certaine chez *Sphagnum* (Dill.) Ehrh., que la feuille des Mousses est poussée hors de l'axe, ce qui serait aussi le cas chez les Phanérogames.

En 1849 (4) il écrivit une thèse en latin où il décrivit le développement de la feuille du *Sphagnum squarrosum* Pers. in Schrad.. Il recommença cette description en allemand dans la troisième édition de ses Grundzüge (3) (pages 56 à 58) et en 1861 dans la quatrième édition (identique à la précédente).

Schleiden aurait choisi le *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. comme matériel d'études à cause de la disposition spéciale des cellules de la feuille adulte. Cette particularité permettrait de faire des observations plus sûres que dans les feuilles à cellules à peu près toutes semblables entre elles.

Il distingue trois stades dans le développement de la feuille : le premier processus de multiplication cellulaire se produirait à la pointe de la tige, d'où les cellules nouvellement formées seraient repoussées (hervorgeschoben). Puis vient un processus de formation de cellules-filles de premier ordre, commençant

par la cellule terminale et gagnant la base de la feuille. Enfin il se produirait dans ces dernières cellules une nouvelle formation de cellules-filles de deuxième degré, qui se distingueraient facilement des premières par leur disposition particulière. Cette deuxième multiplication n'affecterait aucune des cellules du bord de la feuille (la cellule terminale de la feuille étant comprise dans celles-ci), mais elle commencerait dans la cellule située immédiatement sous la cellule terminale et se propagerait de là peu à peu vers la base et en même temps du bord vers le milieu ; de telle sorte que le groupe de cellules en état de multiplication formerait un triangle dont la base coïnciderait avec la base de la feuille et qui irait toujours en diminuant. Ayant ainsi tracé les grandes lignes il reprend chaque phase en détail.

La feuille naîtrait sous forme d'une seule cellule, à côté de la cellule initiale de la tige. Bientôt apparaîtraient deux autres cellules, de chaque côté de cette initiale de la feuille. Schleiden soutient l'idée quelque peu étrange que ces deux cellules seraient expulsées hors de la tige. Il l'appuie sur le fait qu'il n'a jamais pu observer un stade où ces deux cellules auraient été plus petites que l'initiale de la feuille et où les cloisons qui les séparent de celle-ci auraient été plus minces que les autres. Nous verrons plus loin la réponse de Nägeli à ces assertions.

Au deuxième stade les cellules se multiplieraient si rapidement que Schleiden crut voir souvent des cellules se diviser simultanément en quatre.

Aussitôt que ce deuxième processus de formation cellulaire aurait cessé à la pointe de la feuille, et avant même qu'il n'ait abandonné la base, commencerait le dernier stade de multiplication. Il se distinguerait des précédents en ce qu'il n'affecterait pour ainsi dire pas la cellule terminale et les cellules marginales. Ces dernières ne feraient que s'allonger. Chaque cellule subissant ce dernier mode de division donnerait trois cellules-filles, placées de telle sorte que l'une d'elles confondrait un de ses côtés avec celui de la cellule-mère, les deux autres étant placées l'une à côté de l'autre, perpendiculairement à cette longue cellule. De ces trois cellules-filles l'une devien-

drait une cellule vide tandis que les deux autres s'allongeraient et donneraient les cellules chlorophylliennes qui parcourent la feuille en forme de réseau. Ce dernier processus, comme tous les autres, commencerait à la pointe de la feuille et se propagerait vers la base. Les cellules les plus âgées de la feuille seraient toujours à la pointe (sauf évidemment quand un nouveau processus de division commence à la pointe, ce qu'il omet de faire remarquer).

Schleiden apporte enfin un dernier argument à sa conception par l'emploi de réactifs chimiques. Il remarque qu'en faisant agir sur différents tissus cellulaires de l'iode dissous dans l'iodure de potassium, et en traitant ensuite par l'acide sulfurique moyennement concentré, les jeunes cloisons conservent une couleur jaune, même après des heures, tandis que les vieilles parois se colorent en un beau bleu de violette (Veilchenblau). Les membranes d'âge moyen prennent par ce réactif toutes les teintes intermédiaires, telles que le rouge vin. En faisant agir ce colorant sur des feuilles de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh., Schleiden constate que, sans exception, la pointe de la feuille se colore dès sa formation en rouge vin tirant sur le bleu, tandis que les cellules de la base apparaissent toujours colorées en jaune jusqu'à la fin du développement de la feuille. Ces dernières seraient donc toujours les plus jeunes.

Je dirai maintenant un mot de la thèse de Schimper (5) soutenue en 1848. Elle n'apporta guère de résultats nouveaux. Il a étudié principalement les *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. parce que les jeunes bourgeons en sont plus faciles à isoler et qu'il espérait expliquer la structure anormale de leurs feuilles (Les derniers travaux de Schleiden ne devaient paraître en effet que l'année suivante. J'en ai parlé précédemment pour ne pas trop séparer son travail de celui de Nägeli). Schimper a étendu ses recherches à quelques autres Mousses : le *Polytrichum formosum* Hedw., le *Diphyscium foliosum* Mohr. et le *Fontinalis antipyretica* L. Mais il ne dit rien qui mérite d'être signalé.

Il écrit cependant page 84 de son travail à propos des figures 7 et 8 : « Jeunes feuilles dont une partie des cellules s'est déjà constituée en dents ; pour montrer que la partie supérieure

des feuilles acquiert son développement complet avant que la partie inférieure soit formée. » Mais ce qu'il entend par développement est sans doute la différenciation.

En 1851 parut le fameux travail d'Hofmeister (6) dans lequel il étudia encore le *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. puis la curieuse feuille du *Fissidens* Hedw.

La feuille de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. (*loc. cit.*, p. 62) se formerait au moyen d'une initiale à 2 pans perpendiculaires l'un sur l'autre. Hofmeister place la fin de l'activité fonctionnelle de cette initiale juste au moment où commencent à se produire les divisions des cellules mères qui donneront chacune 2 cellules chlorophylliennes et une cellule vide. Ce dernier processus commencerait à la pointe de la feuille et gagnerait rapidement la base en épargnant les bords. L'allongement des cellules à chlorophylle se propagerait de même de la pointe à la base. Les cellules du bord de la feuille se diviseraient une seule fois et seulement en partie au moyen de cloisons perpendiculaires au bord de la feuille. Toutes les cellules auraient, au début, possédé de la chlorophylle, mais celle-ci disparaîtrait bientôt dans les futures cellules vides tandis qu'elle se multiplierait dans les autres. La feuille prendrait de plus en plus une forme concave. Les fibres et cercles spiraux apparaîtraient enfin dans les cellules qui ont perdu leur chlorophylle. Il se produirait quelquefois une division supplémentaire de ces cellules vides avant l'apparition des ornements. Il arriverait aussi que de nombreuses cellules chlorophylliennes se fragmentent par des cloisons transversales.

Hofmeister fait une intéressante comparaison entre ce mode de développement et la formation des feuilles de la plupart des autres Mousses telles que : *Phascum* Schreb., *Bryum* Dill., *Hypnum* Dill., *Polytrichum* Dill. décrites par Nägeli. D'après Hofmeister il y aurait entre le développement de la feuille de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. et celui de ces dernières une importante différence. On ne pourrait en effet constater chez *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. de divisions cellulaires dans la base foliaire après que l'initiale de la feuille aurait cessé son fonctionnement; à la dernière division de l'initiale, le bord de la feuille aurait un nombre presque constant de cellules (très

régulièrement 18 à 20 chez *Sphagnum acutifolium* Ehrh.) qui serait plus tard doublé par division transversale des cellules marginales. Chez les autres Mousses, au contraire, le nombre des cellules de la base augmenterait encore considérablement lorsque la cellule initiale aurait fini son fonctionnement, qu'elle se serait énormément allongée ainsi que les cellules voisines, dont le contenu serait devenu transparent et dont les parois se seraient fortement épaissies. Ce dernier type de développement serait spécialement net chez *Polytrichum* Dill. et *Fissidens* Hedw..

Chez le *Fissidens* Dill., Hofmeister remarque que les très jeunes feuilles ressemblent aux ébauches foliaires de *Sphagnum* (Dill.) Ehrh.. Mais lorsque la feuille aurait déjà 5 cellules de hauteur le processus de multiplication cellulaire se modifierait de telle sorte que les 2 files de cellules placées de chaque côté de la ligne médiane seraient 2 fois plus longues que les voisines. La feuille continuerait à s'élargir par les divisions ultérieures des cellules de son bord. La formation de la poche à la base de la feuille commencerait lorsque celle-ci aurait une largeur de 8 cellules; puis, lorsque la feuille aurait atteint environ 0^{mm},27 de longueur, sa cellule initiale cesserait de fonctionner. La multiplication ultérieure serait uniquement basilaire; et son intensité serait prouvée par le fait que le nombre des cellules de la feuille à son insertion pourrait être égal à 30.

Hofmeister explique ensuite la formation de la nervure au moyen de cloisons parallèles à la surface foliaire.

Il donne aussi son opinion sur la polémique entre Nägeli et Schleiden. Il trouve plaisant que ces deux auteurs aient étendu *a priori* les résultats obtenus sur les Mousses à tout le règne végétal et spécialement aux Hépatiques. Pour lui, il s'est efforcé de montrer que chez les Mousses la vérité est entre les deux extrêmes: que la première ébauche de la feuille se formerait par des divisions renouvelées de la cellule initiale, (Ainsi, dans un rudiment de feuille de *Polytrichum* Dill. présentant 24 cellules de longueur, la pointe serait la partie la plus jeune); mais les cellules de la base du rudiment foliaire commenceraient alors, dans la plupart des cas, une active multiplication, qui donnerait à la feuille le nombre

total de ses cellules. C'est à cette théorie que je me rallie en lui apportant des arguments d'ordre cytologique.

Ici se place historiquement la réplique définitive de Nägeli à Schleiden (7) parue en 1855. Il reprend l'étude du *Sphagnum squarrosum* Pers. et y ajoute celle du *Sphagnum cymbifolium* Ehrh.. Il fait remarquer que, si la cellule initiale de la feuille était repoussée hors de la tige comme le prétend Schleiden, elle conserverait une forme en demi-cercle et ne prendrait pas la forme en coin, explicable seulement, par son mode de cloisonnement. Il a fait de plus des mesures de l'initiale de la feuille. Il aurait constaté que cette cellule au début de 16 à 20 micromillimètres, mais qu'elle diminue de surface et de volume. Ainsi la cellule initiale d'une feuille formée de 400 à 500 cellules présenterait seulement en surface le $1/10$ de la cellule primordiale. Le rapetissement progressif de l'initiale proviendrait de ce qu'elle perd plus dans ses divisions qu'elle ne gagne par sa croissance. La dernière mesure indiquée plus haut se rapporterait au moment où la cellule terminale se serait divisée pour la dernière fois; à partir de ce moment elle deviendrait de plus en plus grande jusqu'à la fin du développement.

A l'argument présenté par Schleiden, que les premières cloisons ne sont pas particulièrement délicates, Nägeli répond que dans une feuille de 10 à 20 cellules on ne peut voir aucune différence entre les parois d'âges divers. Schleiden prétendait aussi qu'au stade de 3 cellules les 2 cellules de base n'étaient pas plus petites que la cellule originelle. Nägeli lui oppose ses propres observations, d'après lesquelles chacune de ces cellules serait à peine le tiers de la cellule terminale et toutes trois ensemble n'occuperaient guère un volume plus grand que celui de la cellule originelle mesuré juste au moment qui précède sa division.

Pour la suite du développement il n'ajoute guère que des détails. C'est ainsi qu'au moment où les cellules-mères losangiques se divisent deux fois pour donner 2 cellules chlorophylliennes et 1 cellule hyaline, la première division serait inégale et la plus petite cellule serait toujours du côté du bord de la feuille; de plus cette petite cellule serait plus large en haut qu'en bas. Ce serait le plus grand

côté de la cellule mère qui serait coupé par la cloison de division.

Nägeli déclare que ses observations concordent avec celles d'Hofmeister¹.

En 1857 W.-P. Schimper publia son grand ouvrage sur les Sphaignes (8) et l'année suivante il en fit en allemand une édition remaniée (9). Je retiens seulement ceci : « Nulle part mieux que dans les Sphaignes on ne peut voir que la multiplication des cellules continue vers la base, quand elle a cessé au sommet et à la base même. Les cellules apicales et basilaires sont les plus anciennes ; elles sont le résultat immédiat de la segmentation de la première cellule génératrice. Presque toutes les jeunes feuilles des *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. sont cuculliformes, parce que les cellules du sommet et de la partie supérieure du bord ont cessé de se multiplier quand les cellules au-dessous du sommet continuent encore leur multiplication.... »

Dans l'édition allemande (9) (page 41) il insiste longuement sur les cellules oreillettes de la base des feuilles, qui au lieu de s'allonger se gonfleraient vers l'extérieur, seraient communément colorées en rouge ou en jaune et contiendraient de la chlorophylle. Ces oreillettes seraient très belles chez le *Sphagnum auriculatum* Schimper. Contrairement à ce qu'avait décrit Hofmeister il assure que chaque cellule hyaline est régulièrement entourée de 6 cellules vertes et que par suite la division de ces dernières est un fait constant.

En 1863 Lorentz (10) publie un travail important dans lequel on voit étudié pour la première fois le développement des nervures foliaires des Mousses au moyen de coupes transversales. Il étudie 2 types de Mousses très spéciaux : le *Fissidens* Hedw. et le *Polytrichum* (Dill.) L. puis très rapidement le *Fontinalis* Dill.

Dans le genre *Fissidens* Hedw. il prend comme matériel le *Fissidens taxifolius* (L.) Hedw. et le *Fissidens adianthoides* (L.) Hedw.. Il se range à l'opinion de Robert Brown, adoptée par Schimper, selon laquelle la vraie feuille est constituée par la partie engainante entourant la tige, tandis que la grande lame

1. Il a étudié aussi le développement de la feuille du *Mnium punctatum*. Je décrirai ses observations à ce sujet lorsque je reprendrai l'étude de cette mousse.

qui se développe sur le dos de la nervure n'est autre qu'une aile dorsale. D'après lui cette feuille étrange proviendrait d'une initiale à 2 pans comme toutes les autres feuilles de Mousses. La cellule primordiale de la jeune feuille se diviserait une fois d'un côté puis une fois de l'autre, donnant ainsi naissance à 2 cellules, qui engendreront respectivement les parties droite et gauche de la lame foliaire. La troisième division de l'initiale produirait une cloison qui ne serait pas parallèle à la première. Et, à partir de la quatrième, les cloisons seraient orientées de telle sorte qu'elles donneraient naissance à une lame située, non plus tangentiellement, mais radialement par rapport à la tige. Cette lame dorsale pousserait un certain temps au moyen d'une initiale à 2 pans (La figure 3 de la planche I de ce travail montre fort bien cette rotation de l'initiale foliaire).

En examinant des tiges de *Fissidens* Hedw. jusqu'à la base on trouve des feuilles présentant une lame dorsale de plus en plus réduite. Certaines en sont complètement dépourvues et enfin il n'y a même plus trace de nervure.

Lorentz explique ainsi le développement de cet organe : il serait formé à l'origine de 2 cellules qui se diviseraient par une cloison parallèle à la lame foliaire, donnant 2 cellules ventrales qui resteront à large lumen, tandis que les 2 cellules dorsales se subdiviseront. La cellule d'attache de la lame foliaire apparaît de bonne heure par division d'une des 2 cellules dorsales. Elle se subdiviserait dans le *Fissidens adianthoides* (L.) Hedw.. Dans la nervure adulte il y a de grandes cellules qui réunissent la lame dorsale au côté ventral de la nervure.

Lorentz a remarqué une asymétrie dans la nervure foliaire dont tantôt un côté tantôt l'autre serait plus développé.

Pour le *Polytrichum* Dill. il a remarqué également une asymétrie dans la coupe de la feuille et l'explique, comme plus tard Lorch, par le fonctionnement de la cellule initiale de la tige. Il prétend que cette asymétrie disparaît au cours du développement. Ses sujets d'étude sont : *Polytrichum formosum* Hedw. et *strictum* Banks.. Il décrit au début un stade que l'on retrouve chez toutes les Mousses, ainsi qu'il l'a constaté lui-même, et que j'appellerai le « stade en éventail » (ce mot m'a été sug-

géré par le terme allemand de Fächerung). C'est lui qui, le premier, a expliqué la formation de ce qu'il appelle les groupes centraux (Zentralgruppen) chez le *Polytrichum* Dill., ainsi que l'évolution ultérieure des segments de la nervure qui dérivent chacun d'une cellule du stade en éventail. Je n'insiste pas sur ces faits, car je décrirai chez l'*Atrichum undulatum* P. Beauv. un cloisonnement tout à fait semblable. Il a remarqué aussi qu'à la pointe de la feuille du *Polytrichum* Dill. on ne pouvait plus distinguer que des cellules à parois très épaissies et toutes semblables entre elles. Cette homogénéité de la pointe foliaire existe plus ou moins chez toutes les Mousses.

En 1867 Lorentz publia un travail (11) fondamental pour l'anatomie comparée de la feuille et de la tige des Mousses. C'est lui qui a créé les premiers termes techniques servant à désigner les éléments histologiques de la nervure foliaire de ces végétaux. Dans la partie générale de son travail il commence par décrire le fonctionnement de l'initiale à 2 pans, puis le développement de la nervure foliaire qui est précoce. Dans son schéma (fig. 2, page 369 de son travail) c'est dans le quatrième segment détaché par l'initiale qu'elle commence à se manifester. Sa figure 3 en montre une coupe. On voit, d'après cette figure, que la cellule-mère de la nervure se divise d'abord par une cloison dorso-ventrale (dite cloison anticline); puis chacune des cellules-filles se divise par une cloison parallèle aux lames foliaires et perpendiculaire à la première (dite cloison péricline). Les 2 cellules dorsales se divisent à nouveau par une cloison anticline. On a ainsi une nervure formée de 4 cellules dorsales et de 2 ventrales. C'est une structure que Lorentz aurait observée encore à l'état adulte chez l'*Amblystegium tenuissimum* Br. Eur.. Il pense que souvent les nervures de Mousses auraient non 1 cellule-mère mais 2 au moins. Celles-ci pourraient se diviser de suite par des cloisons périclines ou bien le cloisonnement par anticlines se continuerait, amenant au stade en éventail. Chacune des cellules formant cet éventail est appelée cellule fondamentale (Grundzelle) par Lorentz. Le nombre de ces cellules fondamentales se reconnaîtrait dans les nervures bien développées au nombre des cellules basales ou des cellules dites « deutern » par Lorentz. Ce nombre serait con-

stant pour chaque espèce lorsqu'il serait petit (2, 4 ou 6). Je montrerai qu'il n'en est pas toujours ainsi. Le développement ultérieur de ces cellules fondamentales ne se produirait pas en même temps sur toute la largeur de la feuille mais d'une façon centrifuge : allant du milieu vers les 2 bords. On pourrait rencontrer des inégalités dans tous ces processus. Lorentz donne la définition suivante de la nervure (page 372 en note) : la nervure est une partie du tissu foliaire présentant une extension longitudinale prédominante (ayant ainsi la forme d'une ligne dans la plupart des cas où d'une bande comme chez le *Dicranum albicans* Br. Eur.) qui s'étendrait à la même place d'une manière constante dans une même espèce, de la base à une distance plus ou moins considérable de la pointe et qui compterait un plus grand nombre de couches cellulaires que le tissu foliaire l'entourant.

Le cas le plus simple de nervure rencontré par Lorentz serait réalisé dans les feuilles périchétiales de l'*Amblystegium tenuissimum* Br. Eur. (2 cellules ventrales et 2 cellules dorsales). Un cas plus compliqué serait celui où une cellule dorsale se diviserait par une cloison péricline donnant ainsi 3 couches à la feuille. Lorentz l'a observé dans quelques *Orthotrichum* Hedw. à l'état de développement. D'après lui chez beaucoup de *Pleurocarpes* la nervure aurait 2 cellules basales ; tout le reste serait formé d'un massif de cellules se différenciant en couche périphérique et en cellules moyennes.

Passant ensuite à des nervures plus complexes, Lorentz définit leurs principaux éléments :

Il décrit tout d'abord les cellules qu'il appelle en allemand « deuten » (au singulier « deuter ») en latin « cellulae duces » (au singulier « cellula dux ») et que l'abbé F. Morin¹ appellera « eurycystes ». Ces cellules frappent aussitôt les yeux dans la coupe de la plupart des nervures de Mousses et nous incitent tout d'abord à étudier leur structure et à l'interpréter (en allemand : « deuten »). Leur nombre, comme celui des cellules

1. Voir la thèse de l'abbé F. Morin : « Anatomie comparée et expérimentale de la feuille des Muscinées. Anatomie de la nervure appliquée à la classification » — Rennes — 1893 — 4°. 139 pages avec 24 planches. C'est un ouvrage de pure anatomie comparée dont je ne parlerai donc pas.

basales, est constant s'il est faible. Quant à leur origine, il rappelle ce qu'il a dit plus haut: les 2 cellules-mères de la nervure se diviseraient par une cloison péricleine. Les cellules ventrales resteraient indivises et à large lumen. S'il apparaissait des cellules centrales, elles seraient dues à la division des cellules dorsales. Chez un *Mnium undulatum* (L.) Weis j'ai cependant observé une cinèse dans une cellule ventrale de feuille, avant que la cellule dorsale ne se soit divisée (voir la feuille F₁₀ dans ma figure 190). Dans les nervures plus développées les cellules ventrales se diviseraient aussi tangentiellement pour donner 2 couches (Par exemple chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth.. Enfin, dans d'autres cas, les cellules ventrales peuvent continuer leur multiplication. Les deutern forment alors une rangée de cellules qui traversent la nervure et forment des deutern médians. Il cite le cas du *Bryum turbinatum* (Hedw.) Br. Eur. où le nombre des deutern serait double de celui des cellules ventrales à large lumen. Il signale que dans les *Mnium affine* (L.) Weis et *undulatum* Bland. il y a une double couche de deutern. Dans certains cas les cellules ventrales existeraient seulement au milieu de la face ventrale, alors que sur les bords les deutern seraient basaux. Il a remarqué aussi que, dans maintes espèces, sur les bords de la nervure, au contact de la lame foliaire, il est difficile de distinguer les différents tissus.

Il traite ensuite des cellules qu'il appelé en allemand « begleitern » (au singulier begleiten) c'est-à-dire « accompagnatrices » car elles accompagneraient souvent les deutern et il ne les aurait jamais rencontrées sans elles. En latin il les appelle « cellulae comites » (au singulier « cellula comes »). Ce sont ces cellules que l'abbé Morin appellera « sténocystes ». Lorentz les définit ainsi: cellules délicates, à parois minces, qui sont placées du côté ventral des deutern, entre celles-ci et les autres cellules dorsales; embryologiquement elles appartiendraient à ces dernières. Il fait remarquer que, dans certaines nervures de Mousses où l'on rencontre en général un groupe de comites, on ne trouve plus à sa place qu'une cavité. Il se demande alors si les minces cloisons auraient été détruites par le rasoir faisant la coupe, ou se seraient précédemment

résorbées. Il a étudié le développement de ces cellules dans un seul cas : celui du *Timmia austriaca* Hedw. et il aurait constaté qu'elles proviendraient d'une cellule mère appartenant au côté dorsal. Dans les cas que j'ai étudiés j'ai toujours trouvé 2 cellules-mères. L'aspect irrégulier qu'affecte souvent le groupe de begleitern serait dû à ce qu'il succombe dans la lutte pour l'existence avec les tissus environnants. Ces comites se rencontreraient, soit en un groupe unique situé toujours au centre de la nervure dans l'angle dorsal des 2 deutern médians, soit en plusieurs groupes dans l'angle dorsal d'un certain nombre de couples de deutern. Il appelle « comites heterogenei » ou « mnioidei » ceux qui sont entourés de stéréides. Les stéréides sont des cellules à parois très épaissies, à lumen presque nul et qui sont très allongées suivant la direction de la base à la pointe de la feuille. Ces cellules correspondent aux fibres des Phanérogames. Lorsque les begleitern sont en plusieurs groupes ils peuvent être homogènes ou présenter la structure particulière qu'on rencontre chez les *Polytrichacées*. Dans ce dernier cas, on trouve dans l'angle dorsal de 2 deutern voisins une petite cellule que Lorentz appelle cellule centrale (Centralzelle). Elle est limitée du côté dorsal par de grandes cellules qu'il appelle les « socii ». Il appelle groupes centraux ces complexes formés d'une cellule centrale, entouré de 2 deutern et de 3 socii. J'expliquerai cette structure en décrivant le développement de l'*Atrichum undulatum* P. Beauv.. Nous avons vu que Lorentz l'a décrite pour *Polytrichum* Dill. dans ses Moosstudien.

Lorentz traite enfin des cellules ventrales et dorsales qui se subdivisent en épidermiques et intercalaires. Il décrit également les marges foliaires, les papilles et les mamilles. Mais ceci n'intéresse pas les grandes lignes du développement et je n'en parlerai donc pas.

Je signalerai seulement que, dans la partie spéciale de sa publication (pages 405 à 410), il étudie le développement de la feuille des *Campylopodées*. C'est assez semblable à ce que je décrirai chez le vulgaire *Dicranum scoparium* (L.) Hedw.. Lorentz ne fait guère là qu'un résumé de recherches effectuées à cette époque par S. Berggren sur les *Campylopodées* et

Dicranodontiées européennes. Je ne sais si cet ouvrage a paru, car je n'en ai jamais vu de traces.

La même année Lorentz fit une publication (12) sur le développement de la feuille du *Timmia austriaca* Hedw.. Il a observé très peu de jeunes stades. Sa description est donc presque uniquement fondée sur l'étude de feuilles à peu près adultes dont il examine les coupes faites de la pointe à la base. Il aurait remarqué en effet que l'on pourrait en déduire les lois du développement aussi bien que par l'étude de jeunes feuilles. Lorentz appelle « Depäuperation » la réduction de tous les éléments de la nervure et sa transformation en une masse de cellules semblables, à la pointe de la feuille.

J'ai déjà dit que c'est dans cette seule espèce qu'il a suivi l'évolution d'un faisceau de *begleitern* ordinaires. Il a remarqué que la différenciation des massifs de stéréides du côté dorsal se produit d'abord sur les bords de la nervure, pour gagner ensuite le centre. Ceci ne m'étonne d'ailleurs nullement, car j'ai toujours observé que la différenciation des cellules en général commençait par les bords et la pointe de la feuille.

Lorentz publia (13) aussi en 1867, un travail sur l'anatomie et le développement de l'*Orthotrichum Schubartianum* Lorentz et du *Campylopus Mülleri* Jur. ainsi que d'une autre Mousse à laquelle il ne sait quel nom attribuer. Il ne signale rien qu'il n'ait résumé dans ses « Grundlinien ».

Le long travail, qu'il fit encore paraître cette année-là dans *Flora*, (14) n'est autre chose qu'une publication préparatoire à ses « Grundlinien ». Ce bryologue a publié un certain nombre d'autres travaux, mais ils sont de nature purement anatomique.

Je ne parlerai pas ici des recherches faites sur le développement de la feuille des *Andréales*. J'en dirai quelques mots en étudiant ces Mousses.

Leitgeb fit plusieurs publications, et entre autres une très remarquable sur *Fontinalis* (Dill.) L., traitant du développement de la tige et du fonctionnement de sa cellule initiale. Mais en ce qui concerne la feuille il n'a guère étudié que *Fissidens* Dill. (15). Il prétend, contrairement à Lorentz, que le côté le moins déve-

loppé de la duplicature foliaire n'est pas toujours celui qui est à l'ombre. Il pense que cette inégalité serait due à la position relative des feuilles dans le bourgeon. Au début le développement de la duplicature (qui est la véritable feuille) resterait très en retard sur celui de la lame dorsale ; la lame dorsale d'une feuille, en se développant, viendrait gêner une partie de la feuille immédiatement plus âgée. Leitgeb n'a guère ajouté de résultats nouveaux aux recherches de Lorentz sur cette question.

Je ne signale ici que pour mémoire la courte publication de Debat (16) sur le développement de la feuille de *Fissidens* Dill.. Cet auteur semble ignorer les travaux précédents de Lorentz et de Leitgeb. Il décrit le développement d'une manière étrange et pense que l'on pourrait considérer les feuilles de *Fissidens* Dill. comme des folioles florales ! Il dit avoir observé des feuilles, depuis la taille de 2 à 3 centièmes de millimètre et composées de 12 à 15 cellules, jusqu'à l'état adulte. Il a bien constaté que c'est la lame dorsale qui se développe le plus rapidement : l'indice d'une duplicature ne se rencontrerait que dans des feuilles ayant atteint une longueur de 25 à 30 centièmes de millimètre.

En 1877, le même auteur publia un travail (17) sur le développement des filaments et des lamelles chez les *Barbula* Hedw. les *Pottia* Ehrh. et les *Polytrichacées*. Il étudia *Barbula membranifolia* Schultz, *chloronotos* Bridel et *ambigua* (Br. Eur.). Pour *Barbula membranifolia* Schultz. on ne verrait guère à l'origine que le poil de la feuille. Au stade de 1/2 millimètre de longueur il n'y aurait pas encore de limbe proprement dit. Celui-ci n'apparaîtrait que plus tard « sous forme d'un petit renflement ovalaire à la base de l'appendice pileux ». Lorsque j'étudierai le *Barbula ruralis* (L.) Ehrh. je montrerai également le développement très précoce du poil terminal de la feuille. Dans les *Barbula* Hedw. la continuation du développement basal est donc très nette. Debat a vu aussi que la feuille de cette plante se différenciait d'abord par la pointe. Il a décrit avec soin l'épaississement des parois cellulaires, la réduction du lumen, la disparition presque totale du plasma dans la partie supérieure du limbe, alors que la partie basilaire est

encore en état de multiplication active en tous sens. Il est frappé par l'abondance du plasma, la petitesse des cellules, la délicatesse des parois cellulaires et le peu de contenu chlorophyllien de cette partie basilaire de la feuille. La plage de la nervure où se forment les filaments, placée au début vers le milieu de la feuille, est repoussée vers la pointe par suite de l'allongement basilaire.

Chez *Pottia cavifolia* Ehrh. il prétend qu'on voit à un certain moment une masse de tissu sur la face ventrale de la nervure. Elle se scinderait en deux, suivant le plan de symétrie de la feuille, puis chacune des masses se diviserait à nouveau en deux suivant des plans parallèles au premier. On aurait ainsi 4 bandes longitudinales de tissu qui finiraient par n'être plus que 4 lames par résorption des autres cellules. Ce processus, s'il est exact, ressemblerait tout à fait à la formation d'un péristome.

Pour les *Polytrichacées*, la production des lamelles se produirait sans résorption, par bourgeonnement des cellules ventrales, comme les poils des *Barbula* Hedw..

Karl Gæbel (18) a décrit la feuille si curieuse des plantules du *Buxbaumia* Haller.. Cette feuille, composée seulement de quelques cellules, n'a pas d'initiale et ne possède même pas de chlorophylle. Il signale avec Robert Brown¹ que ce mode de croissance rapprocherait cette plante des Hépatiques acrogynes.

Citons enfin les travaux de Lorch qui fit paraître une thèse (38), dont je dirai un mot à propos de l'asymétrie foliaire du *Leucobryum* Hampe, et une monographie des *Polytrichacées* (19) dans laquelle il reprend avec soin l'étude du développement de la feuille du *Polytrichum* Dill.. Il a vu, comme Lorentz, l'asymétrie foliaire, non seulement dans la forme extérieure des coupes transversales, mais jusque dans le détail de l'ordre d'apparition des cloisons cellulaires.

Je signalerai seulement que Lorch donne au terme de « cellule centrale » un sens tout différent de celui de Lorentz. Pour Lorch la cellule centrale est la cellule eurycyste médiane

1. *Miscellaneous botanical Works*. Vol. II, p. 351.

de la nervure. Nous avons vu au contraire que Lorentz donne le nom de cellules centrales aux petites cellules qui se trouvent dans l'angle dorsal de 2 eurycystes consécutifs. Lorentz avait observé chez certains individus que les cellules centrales étaient divisées et pensait que les systématiciens futurs utiliseraient ce caractère pour la distinction des espèces. Lorch, qui ne conçoit pas la cellule centrale de la même façon, accuse Lorentz d'avoir pris les divisions de la cellule centrale pour les cloisons périclines qui donneront naissance au faisceau de stéréides ventrales ! Or justement les cellules centrales de Lorentz sont du côté dorsal.

Je parlerai du travail de Jongmans (33) dans l'exposé de mes recherches sur le *Mnium punctatum* (L., Schreb.) Hedw..

En terminant ce résumé historique de la question, disons enfin que l'on trouvera des exposés généraux du développement de la feuille des Mousses dans Hofmeister (20), Carl Müller (21) et surtout Gœbel (22).

PROCÉDÉS TECHNIQUES EMPLOYÉS

Tous les objets que j'ai étudiés ont été fixés au liquide de Kaiser [Ce fixateur est formé de 900 parties de la solution de Kaiser (10 grammes de sublimé, 3 grammes d'acide acétique, 300 centimètres cubes d'eau) et de 100 parties de formol à 40 pour 100]. Ce mélange m'a toujours donné d'excellents résultats.

Il est très difficile de savoir si une pointe de tige de Mousse est bonne à fixer, c'est-à-dire si l'on a affaire à des tissus jeunes en voie de division, comme il est nécessaire pour une étude embryogénique, car la turgescence dans les Mousses est due, non pas comme chez les plantes supérieures à la pression du plasma vivant sur les parois cellulaires, mais à ces parois elles-mêmes. Une Mousse qui aura séjourné des années en herbier et aura conservé une belle couleur verte (ce qui arrive souvent si elle a été convenablement séchée), venant à être plongée dans l'eau, reprendra plus ou moins rapidement sa forme et semblera être en état de vie active. Il arrive fréquemment qu'après une période de sécheresse ayant arrêté toute végétation des Mousses il survienne une pluie qui rende à ces végétaux toute leur fraîcheur apparente. Si l'on vient alors, trompé par cet aspect, à fixer une pointe de tige, on est très étonné de trouver les cellules à peu près vides. En admettant que la période d'humidité se soit prolongée plus longtemps, tout au moins quelques cellules de ces végétaux reviviscents auraient sans doute repris leur état normal, surtout vers le point végétatif de la tige. On doit donc chercher à fixer les Mousses lorsqu'une certaine humidité règne

depuis quelques semaines. Il faut de plus que la température ne soit pas trop basse, les Mousses étant sujettes à la gelée, et principalement les jeunes sporogones. Ces conditions sont en général réalisées au début du printemps, avant même que les végétaux à feuilles caduques aient manifesté leur retour à la vie active.

J'ai fixé mon matériel à diverses heures, spécialement le matin, au printemps, par des temps humides. J'ai mis certains fragments dans l'eau pendant quelques instants avant de les plonger dans le fixateur, lorsque je craignais que leur plasma ne fut pas assez turgescent. J'ai été surpris de ne presque jamais rencontrer de divisions cellulaires dans des tissus paraissant néanmoins à l'état méristématique. Ceci est sans doute dû à ce que les divisions ne se produisent que la nuit et peut-être même seulement à certaines heures dans les organes végétatifs chlorophylliens. On a constaté des faits de ce genre même pour des végétaux non verts. C'est ce qu'a trouvé par exemple M. de Büren (de Berne, en Suisse) pour des Protomycétacées.

Après avoir laissé séjourner mes objets pendant un temps variable dans le fixateur, je les lavais à l'eau et les faisais passer dans la série des alcools à 30°, 50°, 70°, 85° (2 heures dans chaque), puis (de 12 à 24 heures à peu près dans chaque) dans l'alcool à 96°, l'alcool pur (2 fois), le mélange mi-partie alcool pur et mi-partie chloroforme, enfin dans le chloroforme pur, que je renouvelais au moment de mettre à l'étuve en l'additionnant de paraffine coupée en petits morceaux : ceux-ci se dissolvaient lentement dans le chloroforme. Ce dernier s'évaporait complètement au bout de 3 à 4 jours dans l'étuve à air chaud. Le temps pendant lequel je laissais mon matériel dans les différents liquides a varié beaucoup suivant les cas. Je découpais ensuite les objets en série au moyen du microtome à glissières de Thomas Yung de Heidelberg. Ce microtome permet de recueillir les coupes sur le rasoir au moyen d'une aiguille emmanchée. Il m'est arrivé souvent de les prendre une à une. J'ai apporté le plus grand soin à ce qu'aucune coupe ne soit ni supprimée, ni retournée ou déplacée. Lorsque des coupes étaient inutilisables je laissais généralement leur place

vide. J'obtenais ainsi des séries bien complètes ; ce qui est indispensable pour des études de développement.

Je n'ai coloré que rarement mes préparations à l'hématoxyline ferrique après mordantage à l'alun de fer, car mon but n'était pas de faire de la cytologie pure et d'observer les phénomènes intimes de la division nucléaire de ces végétaux, mais bien de reconnaître suffisamment l'état de la membrane cellulaire, du noyau, du protoplasma et de ses inclusions pour en tirer des conclusions sur l'âge des cellules formant les ébauches des feuilles dont j'étudiais le développement. La coloration à l'hématoxyline est excellente pour un tissu à l'état méristématique, à parois cellulaires très minces. Mais je débi-tais surtout au microtome des pointes de tiges de Mousses dont j'enlevais seulement les feuilles les plus vieilles, trop cas-santes pour être coupées avec cet instrument. J'avais ainsi dans une même coupe des parties très jeunes et d'autres âgées. L'hématoxyline se fixe sur ces dernières avec force et noircit toute la préparation. On ne peut avoir de différenciation au point de vue de la coloration par ce procédé brutal. J'ai em-ployé au contraire des colorants rouges tels que : congoco-rinte, fuchsine, safranine. C'est du congocorinthe que j'ai fait le plus fréquent usage. Il s'emploie en solution dans l'alcool pur, d'où la nécessité de déshydrater les préparations avant de les tremper dans ce réactif. On obtient de très belles colo-rations du noyau, du plasma et de la membrane cellulaire. J'ai souvent employé aussi un mélange de fuchsine et de vert d'iode avec un peu de bleu de méthylène, le tout dissous dans l'eau. On obtient une très belle différenciation lorsque l'on colore ensuite les préparations ainsi traitées par le congocorinthe : les jeunes parois apparaissent colorées en rose par le congoco-rinthe, celles plus âgées en rose violacé par le mélange de fuchsine-vert d'iode. Cette coloration violette se manifeste d'abord sous forme de points dans l'angle des cellules, chez les Andréales, par exemple ; elle gagne ensuite les lamelles moyennes, puis toutes les membranes. Les jeunes stéréides de l'*Atrichum undulatum* P. Beauv. montrent aussi très nettement cette teinte violette. Enfin le vert d'iode se fixe spécialement sur la chromatine du noyau cellulaire et en rend la teinte très.

foncée. Il colore très souvent en vert vif les éléments âgés lorsque ceux-ci n'ont pas déjà de coloration naturelle trop vive ; je l'ai très bien observé chez le *Diphyscium foliosum* Mohr par exemple. Vaizey (23) avait déjà attiré l'attention sur le fait que les parois des cellules extérieures des tiges et des feuilles de Mousses présenteraient des réactions comparables à celles du bois, mais n'auraient pas de cutine comme le sporogone et la capsule. Je n'ai pas étudié ces questions, mais, autant que je sache, on n'a pas encore mis en évidence de lignine dans les Mousses. D'ailleurs, d'après une récente note de R. Mirande (24), le vert d'iode serait un colorant de la pectose et non de la lignine.

Je laissais en général les préparations dans le congocorinthe d'une demi-heure à 2 heures. J'enlevais l'excès de colorant par l'alcool. Je régressais rapidement les colorations obtenues par le mélange fuchsine-vert d'iode au moyen de l'alcool à 96°. J'ai employé aussi quelquefois la safranine : on colore pendant un jour environ et l'on régresse à l'alcool-alcool chlorhydrique. C'est un colorant nucléaire bien connu. C'est celui qui m'a servi, par exemple, à colorer mes coupes de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp..

Je nettoyais presque toujours mes préparations, après les avoir débarrassées de la paraffine au sortir du four par le xylol, au moyen d'un séjour de 1 heure dans l'alcool iodé et de 1 heure dans l'eau oxygénée.

Après coloration j'éclaircissais par passage ou séjour prolongé (ce qui régresse beaucoup) dans l'essence de girofle. Ce produit donne une clarté très grande aux préparations mais les décolore souvent un peu trop. Je montais enfin au baume du canada dissous dans le xylol.

RECONSTITUTIONS DE FEUILLES AU MOYEN DE PLASTILINE

Pour me rendre mieux compte du développement de la feuille des Mousses et pour simplifier l'exposé de mes recherches j'ai employé un procédé usité des zoologistes dans les études d'embryogénie : c'est celui des reconstitutions de la forme extérieure d'objets microscopiques coupés en série. Pour des reconstitutions très exactes, par exemple pour des systèmes circulatoires d'embryons humains (j'eus l'occasion d'en voir au laboratoire d'embryologie de l'École de médecine de Berne) on emploie des lames de carton ; on peut utiliser également la cire. Je me suis servi de plastiline. Mes premières reconstitutions ont été faites à Berne.

Je me fis confectionner un plateau en bois de tilleul (On m'avait assuré que ce bois ne se déformait pas. En réalité il a joué, probablement sous l'action de l'huile, puis de la glycérine que j'ai employés pour empêcher la plastiline de coller sur la planche). Je fis visser 2 réglettes de cuivre d'une épaisseur de 2 millimètres le long des deux bords parallèles du plateau en bois. Je fis faire également un rouleau en bois, semblable à ceux dont on se sert pour malaxer la pâte à pâtisserie. Tout ce dispositif me servit à obtenir des lames de plastiline d'une épaisseur de 2 millimètres.

Pour ce faire : je plaçai d'abord un bloc de cette substance, écrasé grossièrement à la main, sur le plateau de bois enduit d'huile de lin. Mais ce produit a l'inconvénient de laisser un dépôt. C'est pourquoi je le remplaçai par la glycérine, qui ne nécessite pas un nettoyage de la planche après usage. Je n'ai

pas essayé de me servir d'une poudre de talc ou de quelque autre, à l'exemple des pâtisseries qui emploient la farine : les coupes de plastiline n'auraient pas adhéré ensuite les unes aux autres lorsque je les aurais superposées ; tandis que la glycérine n'empêche les coupes d'adhérer à l'objet sur lequel elles reposent que pendant le temps où elle n'a pas encore été absorbée par la plastiline.

Je faisais ensuite glisser le rouleau sur les 2 lames de cuivre qui le maintenaient à une distance constante de 2 millimètres de la surface du plateau. La plastiline était ainsi étendue en une couche uniforme de 2 millimètres d'épaisseur. Or, presque toutes mes coupes au microtome étant distantes de 15 micra, en représentant celles-ci par des lames de 2 millimètres = 2 000 μ je devais obtenir des reconstitutions grossies $\frac{2\,000}{15} = 133,33\dots$ fois. En conséquence je dessinais le contour extérieur de mes coupes en série de feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weis. au grossissement de 133 fois. Je découpais ces coupes avec des ciseaux et je les appliquais sur la lame de plastiline de 2 000 μ d'épaisseur. En suivant avec le couteau le contour de ces patrons de papier j'obtenais des lames de plastiline représentant grosso modo toutes les coupes d'une même feuille. Je les superposais et les collais les unes aux autres par une légère pression. J'ai employé plus tard de petits morceaux de bois (tels que des allumettes) pour augmenter la solidité des modèles ainsi obtenus. Les diverses coupes superposées formaient une sorte d'escalier. Je comblais les marches avec de la plastiline et je polissais l'ensemble avec la lame du couteau et le pouce.

Cette méthode présente l'inconvénient de donner de grands modèles assez fragiles, car la plastiline se ramollit sous l'action de la chaleur. Mais au bout d'un certain temps cette substance devient assez consistante ; c'est ainsi que mes reconstitutions de feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weis., faites en Suisse il y a quelques années, sont aujourd'hui assez maniables.

RECHERCHES PERSONNELLES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE LA FEUILLE DES MOUSSES

L'originalité de mes recherches réside principalement dans la technique employée, qui m'a permis d'observer des faits nouveaux et de contrôler avec une grande certitude ceux entrevus par mes devanciers.

Les remarquables travaux de Leitgeb et de Lorentz ont été faits au moyen de coupes à la main.

Lorentz décrit dans ses « Moostudien » (10) (page 6 en note) sa manière de procéder : Il place les fragments de Mousses à couper dans une solution très concentrée de gomme arabique contenant $\frac{1}{3}$ de son poids de sucre, pour rendre la masse moins cassante, lorsque l'eau se sera évaporée au bout d'une huitaine de jours. Il débite ensuite le bloc de gomme renfermant les Mousses avec un rasoir et les coupes sont mises dans l'eau, qui dissout lentement la gomme. Ce procédé a l'avantage de ne pas perdre de coupes, même les plus minces. De plus les coupes de feuilles restent groupées pendant un certain temps dans l'ordre normal autour de la tige (comme dans un ruban fait au microtome et collé sur lame), jusqu'à ce que la gomme se soit dissoute dans l'eau de la préparation, et même plus longtemps encore si l'on ne déplace pas le couvre-objet et qu'aucun courant ne se produise.

J'ai décrit (25) dans mon travail sur l'asymétrie foliaire du *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr. un procédé de mon invention qui a l'avantage d'être bien plus rapide : c'est de couper les Mousses incluses dans une couche de paraffine entre 2 demi-cylindres de moelle de sureau. Mais il faut ensuite

dissoudre la paraffine par le xylol. On perd ainsi les meilleures coupes, qui sont entraînées à cause de leur légèreté extrême, et les autres restent rarement groupées.

L'emploi du microtome présente au contraire de nombreux avantages sur le procédé à la main. Dans ce dernier cas on n'observe que des coupes isolées dont on ne connaît pas exactement la position dans la feuille. Les coupes en série dans un point végétatif permettent au contraire de faire des reconstitutions de tous les stades du développement et de comparer la structure de feuilles dont on connaît exactement l'ordre d'apparition. En effet, la coupe qui passe par la cellule initiale de la tige montre les sections de toutes les feuilles entourant le point végétatif disposées sur une ligne spirale aboutissant à cette initiale. Lorsque l'on parcourt en partant de l'initiale de la tige on rencontre les coupes de feuilles de plus en plus âgées.

De plus les objets étudiés par moi avaient été fixés avant d'être coupés. Ceci m'a permis d'en étudier la structure cytologique et de déterminer l'âge des cellules par l'examen de leur noyau, de la vacuolisation de leur plasma, des réactions chimiques de leurs membranes cellulaires ; enfin, j'ai pu surtout m'assurer, par l'abondance relative de la chromatine, si les noyaux des cellules terminales des feuilles étaient en état de division active.

Les auteurs anciens, et Lorentz en particulier, n'ont guère étudié que des feuilles assez évoluées, car les très jeunes feuilles ont des membranes d'une délicatesse extrême ; celles-ci se déchirent facilement et ne se voient guère sans coloration chez les cellules très jeunes, bourrées d'un plasma dont l'indice de réfraction est sensiblement le même que celui de la membrane. Lorentz n'a pas employé de colorants et a fort peu étudié les très jeunes stades.

Les coupes au microtome ont enfin l'avantage de montrer les diverses asymétries foliaires, car on peut examiner les sections d'une même feuille depuis la pointe jusqu'à la base et toujours avec la même orientation.

Je ne décrirai qu'un petit nombre de types. J'ai en effet cherché surtout à établir les grandes lignes du développement de la feuille et spécialement de la nervure.

J'ai montré, dans l'exposé des travaux effectués sur ce sujet, que certains objets ont été étudiés à plusieurs reprises. Or ce sont justement les types les plus particuliers tels que : *Fissidens* Hedw., *Leucobryum* Hampe, *Polytrichum* (Dill.) L.. Le développement de la généralité des feuilles de Mousses n'a au contraire été envisagé que superficiellement.

On sait que les Mousses comprennent trois grandes subdivisions, souvent désignées du nom de classes : les *Sphagnales*, les *Andréales* et les *Bryales*.

Au sujet des *Sphagnales*, groupe très homogène, j'ai exposé les recherches d'Hofmeister, Leitgeb, Nägeli, Schleiden, Schimper sur le développement de leurs feuilles qui me semble ainsi suffisamment étudié. Il est d'ailleurs assez simple, puisqu'elles sont dépourvues de nervure et présentent pour toute complication la différenciation en cellules chlorophylliennes et en cellules hyalines. Je n'en parlerai donc pas.

Chez les Andréales, Kühn a étudié le développement des feuilles dépourvues de nervure en les examinant à plat. Berggren (26) a décrit l'anatomie et un peu le développement des *Andreaea costata*, mais à une époque déjà lointaine (1867) où la technique moderne était inconnue. Je reprendrai l'étude de 2 Andréales de ce type : l'*Andreaea crassinervia* Bruch et l'*Andreaea augustata* Lindberg. Ces Mousses archaïques ont généralement leurs cellules alignées en rangées ; ce qui permet de suivre assez facilement la cloison médiane de la feuille (celle que je considère comme la première apparue) et par suite de voir si l'un des côtés l'emporte sur l'autre quant à son développement.

J'étudierai enfin un certain nombre de types de Bryales : d'abord le *Mnium punctatum* (L., Schreb.) Hedw., dont je critiquerai l'étude faite par Nägeli. Puis, comme ce genre possède le véritable type de la nervure des Mousses, j'en étudierai encore une autre espèce : le *Mnium undulatum* (L.) Weis, dont j'ai reconstitué les premiers stades de l'évolution foliaire à l'aide de mes modèles en plastiline.

Je ne parlerai pas du *Polytrichum* (Dill.) L., qui représente un type encore plus évolué que celui des *Mnium* Dill., et qui a déjà fait l'objet de plusieurs recherches. Mais j'étudierai

l'*Atrichum undulatum* P. Beauv., car mon travail serait incomplet s'il ne traitait pas d'un membre de la famille des *Polytrichacées*, la plus développée au point de vue de l'organisation et de la taille de ses représentants.

Le *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. me permettra d'exposer le développement d'un type dépourvu de sténocystes.

Le *Barbula muralis* Timm, pourvu d'un poil foliaire considérable, sera un excellent exemple du développement de cet organe.

La *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth., qui appartient encore au type *Mnium*, en diffère légèrement car elle présente des cellules ventrales à large lumen et pas d'intercalaire ventrale.

Enfin je considérerai le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp., si étudié déjà, aux seuls points de vue de son asymétrie et de ses initiales foliaires.

Avant de commencer la description de ces développements je ferai encore une remarque :

Dans ma publication sur l'asymétrie de structure de la nervure foliaire du *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr. j'avais employé l'expression de « plan de symétrie morphologique ». En réalité il peut sembler singulier de parler de symétrie pour une formation profondément asymétrique. Je remplace ce concept par celui de « cloison médiane de la feuille » : c'est celle que je considère comme ayant été la première formée au cours de la segmentation de la nervure. On la trouvera indiquée presque toujours dans mes dessins par un trait renforcé.

J'appellerai dans la description de mes coupes transversales : cloison anticline, toute cloison perpendiculaire aux faces dorsales et ventrales des feuilles considérées, ou faisant avec elles un angle assez voisin de l'angle droit. Une cloison péricline sera toute cloison parallèle aux lames foliaires et par suite à peu près perpendiculaire à une cloison anticline quelconque.

Lorsque je décrirai des feuilles vues à plat, le terme de cloison anticline désignera une cloison perpendiculaire au plan de symétrie de la feuille et le terme de cloison péricline une cloison parallèle à la nervure et par suite au bord de la feuille.

Je marquerai aussi d'un trait de force sur les coupes transversales les cloisons anticlines qui limitent les cellules fondamentales (Grundzelle de Lorentz) des nervures. Ces traits en marqueront encore les limites primitives lorsqu'elles se seront subdivisées.

J'indiquerai souvent aussi d'un trait de force la limite dorsale du faisceau de sténocystes, les limites des eurycystes, et pour les Andréales le contour des 4 cellules centrales situées vers la pointe de la feuille.

ÉTUDE DES ANDRÉALES

Je chargeai M. Frey, qui préparait une thèse sur la géographie botanique du Grimsel de récolter mon matériel d'Andréales¹. Ce col est justement une des rares localités européennes où l'on trouve, sur des rochers siliceux polis par les glaciers, de vastes champs de ces curieuses Mousses noivrâtres et minuscules. Je lui remis quelques petits tubes remplis de fixateur de Kaiser, en lui recommandant de recueillir le matériel à l'état humide. C'est ainsi qu'il récolta le 4 août 1917 à Stocksteg (entre Handegg et le col du Grimsel), vers 1700 mètres d'altitude, des plantules d'*Andreaea crassinervia* Bruch..

Deux jours après, non loin de là, au lieu dit Spitallamme, à 2830 mètres d'altitude, il récolta une espèce plus gracile, reconnue plus tard par M. Pierre Culmann² comme étant l'*Andreaea augustata* Lindberg. Cette dernière espèce, qui appartient comme l'*Andreaea crassinervia* Bruch au groupe des Andréales à nervure dites « costatae », a été découverte suivant Limpricht³ par J. Breidler le 19 juillet 1884 en Styrie, au Hohensee, proche du Schwarzsee, près de Saint-Nikolai in der Sölk, à 1650 mètres d'altitude. Limpricht n'en signale pas d'autres localités. M. Culmann m'a dit l'avoir rencontrée en divers points de la Suisse et du Tyrol et a eu l'amabilité de me communiquer des fragments d'un échantillon de Breidler lui-même, provenant de la localité où il a découvert cette espèce. J'ai fait des coupes à la main dans ces fragments et j'ai trouvé un aspect tout à fait identique à celui de mon maté-

1. Je travaillais alors au laboratoire de l'Institut botanique de Berne et étant interné militaire français il m'était interdit d'approcher de la région du Grimsel où se trouvent des fortifications suisses à quelque distance.

2. Ce savant bryologue a eu également l'amabilité de vérifier la détermination de mon matériel d'*Andreaea crassinervia*.

3. Dans Rabenhorst, *Kryptogamenflora* (27), page 145. Vierter Band-Erste Abteilung.

riel. Cette espèce a une nervure bien moins forte que celle de l'*Andreaea crassinervia* Bruch et est aplatie jusqu'à l'extrême pointe. La pointe de la feuille de l'*Andreaea crassinervia* Bruch est au contraire cylindro-conique et sa coupe a un contour nettement circulaire.

Le matériel d'Andréales, récolté les 4 et 6 août 1917 à l'état humide, me fut rapporté le 22 août 1917 ayant été conservé jusque-là dans le fixateur. Je le lavai à l'eau et le fis passer dans la série des alcools comme je l'ai déjà décrit. Mais, ne voulant pas couper ce matériel de suite, je le fis repasser par toute la série des alcools, depuis l'alcool pur jusqu'à l'alcool à 70°. Je ne pouvais en effet laisser dès le début mes Andréales dans l'alcool à 70°, car les alcools faibles contractent trop, ni dans l'alcool absolu, car celui-ci les aurait rendues trop friables. Les feuilles âgées de Mousses sont toujours difficiles à couper au microtome et justement ces espèces d'Andréales présentent des feuilles particulièrement fragiles. C'est pourquoi je les ai conservées dans l'alcool à 70° qui ne les a pas contractées, car le plasma avait été suffisamment durci par passage préalable dans l'alcool absolu.

J'ai inclus à la paraffine, au mois de décembre de la même année, un certain nombre de tiges. Je trouvai le sommet de la plupart de celles que je coupai occupé par des archégones. Je ne pus observer l'initiale d'une tige principale que dans un seul cas. Je dus couper en mai 1918 un certain nombre d'autres tiges. Je constatai que le séjour prolongé dans l'alcool à 70° n'avait pas nui à mon matériel. Je colorai en général au congocorinthe et à la fuchsine-vert d'iode, ce qui m'a donné d'excellents résultats. Le protoplasma des Andréales est chargé de granulations prenant les colorants, fait que je n'ai pas observé dans les autres Mousses étudiées. La chromatine est rassemblée en une seule masse dans le noyau, comme chez presque toutes les Mousses. Les noyaux occupent chez les Andréales une grande partie des cellules qui sont très petites.

**Description du développement de la feuille
de l'*Andreaea Crassinervia* Bruch¹.**

Je décrirai tout d'abord l'aspect d'une coupe (*fig. 1*) passant par la cellule initiale d'une tige et où l'on voit la base de feuilles d'âges très différents. J'attire ici l'attention sur la netteté avec laquelle se manifeste l'asymétrie foliaire due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre. Le noyau n de la cellule initiale de la tige est bien plus gros que tous les autres noyaux de la coupe et cependant la cellule qui le contient n'est pas plus grande que beaucoup d'autres. La forme de ce noyau est légèrement elliptique (le grand axe qui a $6^{\mu},1$ est dirigé vers le premier segment s_1 détaché par l'initiale. Le plus petit axe n'a qu'une dimension très légèrement inférieure de $5^{\mu},5$). Toute la chromatine du noyau est rassemblée en une seule masse d'un peu moins de 2μ de diamètre. En général la masse chromatique est plus importante par rapport au caryoplasme dans l'initiale d'une tige de Mousse. La cellule initiale, d'un aspect nettement triangulaire, comme chez la plupart des Mousses, est presque entièrement remplie par le noyau. Les 3 côtés de l'initiale ne sont pas des lignes droites mais des arcs de circonférence de plus ou moins grand diamètre. Les cordes de ces arcs ont à peu près 10μ soit $1/100$ de millimètre de longueur. Les segments ont leur côté droit le plus large (ceci se constate très nettement dans le 2^e segment s_2). C'est d'ailleurs de ce côté que la feuille f apparaît détachée du segment par la paroi foliaire c . L'ébauche de la première jeune feuille f_1 est bien symétrique. Nous la voyons formée de quatre cellules séparées par des cloisons anticlines. C'est le premier stade de division (Fächerung)

1. Lorsque je parlerai du côté droit ou du côté gauche d'une coupe de feuille je supposerai toujours l'observateur placé suivant l'axe de la tige, la tête du côté de l'initiale de celle-ci et regardant le côté ventral de la feuille.

Pour les coupes des segments détachés par l'initiale de la tige, je parlerai de leurs côtés droit et gauche en supposant l'observateur placé comme dans le cas précédent.

d'une jeune feuille, tel qu'on le retrouve chez toutes les Mousses. Mais déjà dans la 2^e feuille f_2 nous voyons une inégalité dans le développement des deux côtés. C'est du côté droit de la première cloison, marquée par un trait de force, qu'une cellule s'est divisée pour donner deux couches à la lame foliaire. La nervure apparaît donc asymétriquement. On peut m'objecter que j'ai placé ce trait de force pour les besoins de la cause et que j'aurais pu tout aussi bien le placer de l'autre côté de cet embryon de nervure. Mais il faut remarquer qu'à partir de la feuille 4 nous pouvons en général déterminer la place de cette première cloison sans ambiguïté et que nous constaterons toujours que le côté droit est le plus allongé et le plus développé. D'ailleurs nous voyons que ce côté droit de la feuille f_2 a toute la place nécessaire pour se développer entre les feuilles f_4 et f_5 alors que le côté droit est resserré entre le segment s_3 et un poil p qui se trouve sur la face ventrale de la feuille f_5 . La feuille f_3 ne nous montre pas grand'chose d'intéressant, car elle a été rencontrée par la coupe dans une région si proche de sa base, qu'elle se trouve encore au stade « en éventail », début du cloisonnement. La coupe de la feuille f_4 a le côté droit plus allongé que le gauche et plus différencié. Dans la feuille f_5 la lame foliaire s'est dédoublée en 2 cellules d à droite pour venir élargir la nervure. Celle-ci peut être considérée comme provenant de 4 cellules fondamentales (grundzelle au sens de Lorentz), 2 à droite et 2 à gauche du trait de force ; on voit que les 2 cellules fondamentales de gauche se sont simplement dédoublées par des cloisons périclinales e pour donner chacune 2 cellules : l'une ventrale et l'autre dorsale, tandis que la cellule fondamentale située immédiatement à droite de la cloison médiane s'est divisée en 4 cellules superposées donnant ainsi 4 couches à la nervure en cet endroit. La cellule fondamentale extrême de droite de la nervure primitive s'est divisée d'abord, par une cloison périclinaire, en une cellule ventrale subdivisée ultérieurement en 2 cellules v et une cellule dorsale, subdivisée en une cellule externe x et une cellule interne i . La feuille 6 présente une lame foliaire formée de 6 cellules à

droite et de 5 cellules seulement à gauche. La nervure provient originairement à ce niveau comme dans la feuille f_5 , de 2 cellules fondamentales de chaque côté. Elles se divisèrent d'abord chacune par une cloison péricline comme toujours. Mais le cloisonnement ne se poursuit pas de même dans les cellules issues des 2 cellules fondamentales centrales. Dans celle de gauche la cellule ventrale v_1 resta indivise alors que dans celle de droite la cellule ventrale primitive subit une division au moyen d'une cloison anticline et donna ainsi 2 cellules ventrales v_2 . Mais d'autre part on peut remarquer que la cellule dorsale d_1 correspond à 2 cellules d_2 . La cloison péricline qui a donné naissance à ces 2 cellules d_2 doit être due à la pression exercée par le poil p_1 . Je ferai souvent remarquer au cours de ce travail qu'une pression exercée sur un tissu provoque en général l'apparition de cloisons perpendiculaires à la direction de cette force. Les forces d'extension produisent le même effet. La coupe de la feuille f_7 nous en offre un assez bel exemple. La feuille f_8 exerce une pression sur le côté gauche de la feuille f_7 et l'applique contre la feuille f_5 . La feuille f_9 fait de même pour le côté droit de la feuille f_7 qu'elle applique contre les feuilles f_4 et f_6 . Par suite la feuille f_7 , comme toutes les feuilles en général, est convexe du côté dorsal et concave du côté ventral. Le côté ventral est donc comprimé et le côté dorsal dilaté. Cette contraction amène, du côté ventral, la formation de cloisons telles que c_1 et c_2 perpendiculaires à la direction de la compression. Du côté dorsal, la dilatation a amené la formation d'une sorte de tissu palissadique, formé de cellules très allongées dans la direction perpendiculaire à la face dorsale. La feuille f_9 nous montre en d_4 un fort bel exemple du même fait. Je ferai remarquer que plus les cellules épidermiques dorsales sont rapprochées de la cloison médiane, c'est-à-dire de l'endroit où la concavité de la feuille est la plus forte et où par suite la force d'extension est la plus grande, plus elles sont hautes (voir les cellules épidermiques dorsales des feuilles f_7 et f_9) ; c'est de plus du côté droit des feuilles (côté qui est le plus long qui est le plus recourbé et, soumis à une force de traction) que les cellules dorsales sont les plus hautes. Dans

la feuille f_9 ces cellules dorsales ont pris un si grand accroissement qu'elles ont donné naissance à 5 cellules qui forment une couche interne. Sous l'action d'une compression, due au poil p_3 et au bord de la feuille f_7 , il s'est produit une cloison péricline c_3 . Lorsqu'on regarde la coupe de f_7 on voit que le côté droit est nettement plus effilé que le côté gauche, plus épais et plus court; pourtant la position de la cloison médiane, là où je l'ai placée, n'est pas douteuse.

On peut remarquer encore dans cette coupe (*fig. 1*) les nombreux poils qui se trouvent entre les feuilles du point végétatif. On en voit ainsi vers tous les sommets de tiges de Mousses. Chez les Andréales ils sont très particuliers: formés d'une grande cellule en massue, à parois fortement épaissies à l'état adulte, portée par 2 ou 3 petites cellules courtes à parois bien moins épaissies. Ils sont d'ailleurs figurés dans des traités généraux, comme dans les Pflanzenfamilien de Engler et Prantl.

Je vais maintenant décrire une série de feuilles appartenant à une pointe de tige que j'ai découpée au microtome en série régulière de coupes d'une épaisseur uniforme de 15 micra. Ceci m'a permis de reconstituer en plastiline les feuilles qui entouraient la pointe de cette tige, depuis les stades les plus jeunes jusqu'à un stade très proche de l'état adulte. La planche photographique double n° I présente ces reconstitutions photographiées par M. Cintract. Les figures I à VIII de cette planche montrent la série complète des feuilles depuis la plus jeune (*fig. I*) jusqu'à la 8^e (*fig. VIII*), qui est presque arrivée à l'état adulte. On remarque de suite que la feuille VIII, qui devrait être la plus grande, étant la plus âgée, est bien moins longue que la feuille VII. C'est une irrégularité comme on en rencontre à chaque instant dans la nature et ceci montre bien que mes reconstitutions ont été faites le plus fidèlement possible et ont par suite une valeur documentaire.

J'ai indiqué sur les photographies: par un trait plein les coupes que j'ai figurées, et par un trait en pointillé celles qui ne l'ont pas été. Je les ai numérotées depuis la pointe jusqu'à la base dans chaque feuille. La distance

comprise entre 2 de ces lignes représente 15 micra. On constate du premier coup d'œil, que la feuille de l'*Andraea crassinervia* Bruch possède une croissance intercalaire et surtout une croissance basilaire très intenses. Examinons spécialement la partie basilaire engainante de la feuille. Elle ne commence à faire son apparition que dans la feuille III et seulement dans la coupe inférieure. Les feuilles I et II en sont totalement dépourvues. On la trouve dans 2 ou 3 coupes de la feuille IV, 3 ou 4 de la feuille V, et à peu près 5 coupes de la feuille VI. Mais brusquement, dans la feuille VII, les ailes de la gaine remontent de la coupe basilaire, qui porte le numéro 54, jusqu'à la coupe 38, par conséquent sur une hauteur de 16 coupes. La gaine de cette feuille atteint donc 3 fois la hauteur de celle de la feuille précédente, alors que la longueur de la feuille elle-même est à peine supérieure. La gaine de la feuille VIII ne remonte pas plus haut que celle de la feuille VII, mais elle est bien plus large. Si nous comparions d'autres segments des feuilles, nous constaterions un fait analogue. L'intensité de l'accroissement se déplace donc, au cours du développement, de la pointe vers la base de la feuille.

La figure 2 montre l'aspect de la coupe passant par l'initiale de la tige. L'asymétrie foliaire est bien moins nette que dans la figure 1. Cette coupe (*fig. 2*) permet de reconnaître l'âge réel des diverses feuilles, car on voit non seulement les dimensions de leurs contours et la différenciation de leurs tissus, mais encore la position qu'elles occupent les unes par rapport aux autres. Ceci fait mieux comprendre l'asymétrie de la base foliaire due au recouvrement des feuilles les unes par les autres. L'initiale de la feuille étant à un seul pan, sauf dans de rares exceptions, il ne peut exister d'asymétrie due au fonctionnement de cette initiale et c'est ce que nous constaterons.

Je décrirai la structure de chaque feuille l'une après l'autre en la comparant à celle de la feuille immédiatement plus jeune. Ceci me permettra de suivre tous les détails du développement de chacune des parties essentielles.

Feuille I.

Cette très jeune feuille ne se voit que dans 2 coupes. Elle a par suite 30 micra ou $1/33$ de millimètre de hauteur. Il faudra donc qu'elle effectue une longue croissance pour arriver à la taille adulte, qui dépasse souvent 1 millimètre de longueur. Je ne parlerai pas de la coloration des membranes cellulaires qui est nulle ou légèrement rose (coloration due au congocorinthe) ni de leur épaisseur très faible. La pointe de cette jeune feuille nous apparaît formée par une cellule remplie d'un plasma bien dense, à contour elliptique ayant $16\ \mu$ sur $13\ \mu$, en coupe transversale. Cette cellule contient un noyau bien formé d'un diamètre de $5^{\mu},6$ et possédant une masse chromatique de $1^{\mu},6$ de diamètre. En abaissant la mise au point du microscope, j'ai observé un autre noyau indiquant une autre cellule. Ce noyau n'a plus qu'un diamètre de $4^{\mu},8$ et son nucléole n'a plus guère qu'un micron. La cellule initiale, à en juger par son noyau, doit donc jouer réellement encore le rôle d'initiale. Néanmoins, si l'on mesure le noyau de la cellule initiale de la tige sur laquelle est fixée cette feuille I (qui est représentée au centre de la figure 2) on constate que sa masse est sensiblement égale à celle du noyau de l'initiale de la feuille I, mais le diamètre en est de $5\ \mu$ seulement. Le rapport de la quantité de chromatine à la masse du noyau est donc déjà plus faible dans l'initiale de cette très jeune feuille, que dans l'initiale de la tige qui la porte. Nous avons indiqué plus haut les dimensions du noyau de la cellule initiale d'une autre tige de cette espèce (représenté au milieu de la figure 1). Je rappelle ici que ces dimensions étaient de près de 2 micra pour la masse chromatique et variaient entre $6^{\mu},1$ et $5^{\mu},5$ pour le noyau entier. Les rapports nucléaires sont donc comparables à ceux trouvés dans l'initiale de l'autre tige.

J'ai dit que la feuille I présentait une pointe formée de 2 cellules placées l'une sur l'autre. Nous retrouverons cette structure même dans les feuilles adultes. Plus bas, et toujours dans la première coupe, nous voyons apparaître la première

cloison de la jeune feuille. Elle est placée dans la direction dorso-ventrale. C'est donc une anticline qui se produit d'abord, comme chez toutes les Mousses étudiées jusqu'ici. Chacune des 2 cellules ainsi formées possède un noyau d'environ $3^{\mu},5$ de diamètre, pourvu d'un nucléole de grandeur voisine du micron. Ces noyaux ont donc des dimensions 2 fois moindres que celles du noyau de la cellule initiale. Il est vrai qu'ils sont dans des cellules de volume également 2 fois moindre. Dans la 2^e coupe de cette jeune feuille (*f*₁, *fig.* 2) nous voyons le nombre des cellules porté à 4 par l'addition de 2 cloisons anticlines placées parallèlement à droite et à gauche de la première cloison, ce qui donne à la coupe de cette jeune feuille l'aspect « en éventail » bien connu et dont j'ai déjà parlé plusieurs fois ».

Feuille II.

Cette feuille se rencontre dans 4 coupes. Elle a donc à peu près $4 \times 15 = 45$ micra, soit $1/20$ de millimètre de longueur. Le premier noyau cellulaire, que l'on aperçoit (*fig.* 3) à la pointe de cette feuille, possède des dimensions sensiblement égales à celles des noyaux du stade en éventail de la feuille I, c'est dire qu'il ne diffère en rien de tous les autres noyaux des feuilles. On n'a donc déjà plus, dans une feuille ayant à peine atteint le vingtième de sa grandeur définitive, de cellule initiale ayant des caractères cytologiques qui permettent de la distinguer. Plus bas on trouve un noyau de taille également très comparable à celui de l'initiale. On a donc encore ici une pointe de feuille formée de 2 cellules superposées. Dans la coupe 2 (*fig.* 4) on voit 4 cellules disposées en quadrant, mais on reconnaît parfaitement que la première cloison est apparue dans le sens dorso-ventral de la feuille : c'est la cloison anticline *a* (*fig.* 4). Les 2 autres cloisons formées, qui sont périclinales, ne sont pas exactement placées dans le prolongement l'une de l'autre et ne forment donc certainement pas une même cloison. Leur apparition est par conséquent postérieure à celle de la cloison *a* (*fig.* 4). Nous avons affaire ici à un mode de cloisonnement tout particulier qui dis-

tingue nettement l'*Andreaea crassinervia* Bruch de l'*Andreaea angustata* Lindberg. C'est ce qui donne un aspect cylindro-conique à l'extrémité des feuilles de cette première espèce. A l'état adulte il n'y a guère que 2 étages de cellules, qui restent ainsi sous forme de pur quadrant indivis. Dans la 3^e coupe (*fig. 5*) nous voyons les 2 cellules médianes de la feuille divisées chacune par une cloison péricleine ; c'est la première ébauche de la nervure remplissant toute la pointe de la feuille. On peut remarquer qu'elle est bien symétrique. La partie de feuille intéressée par cette coupe possédera à l'état adulte le plus grand nombre de couches cellulaires. C'est à cet endroit qu'on rencontre généralement chez toutes les Mousses la plus haute différenciation, mais on ne peut guère employer ce terme ici, car les cellules des feuilles de ce groupe sont assez semblables.

Dans la coupe basilaire f_2 (*fig. 2*) nous trouvons le stade en éventail. Cependant la forme générale de la coupe n'est plus une ellipse comme précédemment, mais un croissant de lune à côté ventral concave. La partie correspondante de la feuille donnera en se développant la gaine, munie d'un limbe à une seule couche cellulaire, alors que tout le reste n'est formé que de la nervure.

Cette très jeune feuille contient donc les premiers rudiments des 4 parties principales que je distingue dans une feuille adulte.

On peut remarquer dès maintenant combien est fausse la méthode consistant à déduire le développement de l'aspect des coupes faites de la pointe à la base d'une feuille à l'état adulte. Lorentz (12) a pu soutenir cette méthode dans l'étude du *Timmia austriaca* Hedw., et pour beaucoup de Mousses elle peut en effet suffire. Mais je montrerai que, par suite de cloisonnements, une portion de feuille ayant pour origine le stade en quadrant peut fort bien ressembler à une zone qui dérive du stade en éventail.

Feuille III.

Cette feuille a été débitée en 9 coupes de 15 micra chacune. Elle avait donc 135 μ de hauteur ou 0^{mm},135. Nous voyons ici

la pointe de la feuille occupée par une cellule qui n'était certainement plus une initiale. En effet, la première coupe nous apparaît (*fig. 6*) comme un petit cercle de 12 μ de diamètre limité par une circonférence de coloration violacée. Cette coloration est la marque d'une transformation de la membrane cellulaire qui, au lieu de se colorer en rose par le congocorinthe, fixe le mélange fuchsine-vert d'iode. De plus, à l'intérieur de la cellule initiale, j'ai bien vu une masse plasmatique mais je n'ai pu y distinguer nettement de noyau. Il doit exister encore mais sans pouvoir se diviser. L'activité de l'initiale foliaire est donc très éphémère chez les Andréales.

Dans la 2^e coupe de la feuille 3, nous voyons le stade en quadrant (*fig. 7*). Chaque cellule est munie d'un noyau. Il n'y a qu'un très faible début de coloration violette dans les parois cellulaires. Tout le reste de la feuille possède au contraire des membranes se colorant en rose par le congocorinthe. C'est donc la pointe de la feuille qui perd tout d'abord son caractère méristématique.

La figure 8 représente la mise au point supérieure et la figure 9 la mise au point inférieure de la coupe 2 de la feuille 3. Nous voyons ici le début du cloisonnement des quadrants. La partie cylindro-conique, dont les coupes apparaissent sous forme de quadrants subdivisés, n'a donc qu'une hauteur de 15 micra, comme celle dont les coupes sont formées d'un quadrant indivis. La partie à section transversale elliptique a pris au contraire ici un accroissement énorme. Elle s'étend sur 5 coupes (*fig. 10 à 14*), alors que la partie engainante ne comprend encore qu'une coupe (*f₃, fig. 2*). Ce qui caractérise la structure de cette partie à coupe transversale elliptique c'est l'existence de 4 cellules *i* au centre. Le développement est complètement différent de celui de la zone précédente : il apparaît ici 3 cloisons anticlines (11, 22, 2'2') avant qu'il ne se produise aucune cloison péricline. La nervure a donc pour origine 4 cellules fondamentales (Grundzellen au sens de Lorentz) dans toute la partie de coupe elliptique. Puis apparaissent 4 cloisons périclines, deux à deux, à peu près dans le prolongement l'une de l'autre, et qui achèvent la délimitation

des 4 cellules internes *i*, des dorsales *d* et des ventrale *sv* (*fig.* 10 à 14). La partie de la feuille dont les coupes sont à contour circulaire avait à l'origine 2 cellules fondamentales seulement. Le nombre des cellules fondamentales qui donnent naissance à la nervure augmente donc vers le bas. C'est ainsi que tout près de la base (*fig.* 14), dans la 8^e coupe, la nervure est formée de 6 cellules fondamentales.

La partie engainante, dont la coupe est en forme de croissant de lune (*f*₃, *fig.* 2), présente une structure très simplifiée : des cloisons anticlines telles que *a* apparaissent dans les cellules dorsales primitives, formées par la première division de chaque cellule fondamentale au moyen d'une cloison péri-cline.

Feuille IV.

Cette feuille a 255 micra, soit 1/4 de millimètre de longueur. Sa pointe nous montre tout d'abord une différenciation bien plus avancée. Dans la première coupe (*fig.* 15), on voit un cercle de 11^μ,6 de diamètre avec un plasma assez clair à l'intérieur. Dans la 2^e coupe (*fig.* 16) apparaît une cloison orientée dans le sens dorso-ventral. Dans ces 2 premières coupes toutes les membranes, même la cloison anticline de la 2^e coupe, présentent la teinte brune caractéristique des Andréales. Cette coloration naturelle apparaît donc elle aussi à la pointe de la feuille, qui ne se développera certainement plus.

La coupe 2 (*fig.* 16) montre qu'on peut donc avoir un stade intermédiaire durable entre la cellule unique et le quadrant indivis. La 3^e coupe (*fig.* 17) présente le stade du quadrant indivis : les parois cellulaires sont ici colorées en violet, les noyaux cellulaires se voient nettement. La 4^e coupe (non figurée) et la 5^e (*fig.* 18) présentent un mode de cloisonnement comparable à celui de la figure 9 : dans chaque quadrant il apparaît d'abord une cloison telle que *c* (*fig.* 18), parallèle à l'un des diamètres (ici *dd*) qui délimitent les quadrants ; puis il se produit une cloison *e* perpendiculaire à la première (ici *c*) et parallèle à l'autre diamètre (ici *ff*).

Cette structure, comprenant 4 cellules internes entourées extérieurement de 8 cellules, peut se compliquer par l'adjoin-

tion dans les cellules externes de cloisons qui augmentent leur nombre en se plaçant perpendiculairement à la surface extérieure du corps (Voir les cloisons *a*, *b*, *c* des figures 19 et 20). La coupe 3 (*fig.* 8 et 9) de la feuille III forme donc une zone qui correspond à la zone des coupes 4 à 7 (*fig.* 18 à 20) de la feuille IV. Dans les figures 18 à 21 on est frappé par la hauteur des cellules périphériques formant une sorte de tissu en palissade (encore plus apparent dans les feuilles plus âgées). Ceci est probablement en rapport avec l'assimilation chlorophyllienne, qui doit se produire surtout à ce niveau comme l'a déjà fait remarquer l'abbé Morin [page 14 de sa thèse (30)]. Ce dernier a observé également que les cellules du limbe deviennent 2 à 3 fois plus hautes que larges. Cet auteur semble avoir étudié *Andreaea rupestris* ? *perichaetialis* Zett., *Blyttii* Br. Eur. et *falcata* ?. La lame foliaire, à laquelle est généralement dévolue la fonction chlorophyllienne, est réduite, en effet, chez *Andreaea crassinervia* Bruch, à une gaine basilaire recouverte en partie par les feuilles voisines. La feuille IV *bis* de la planche photographique I, qui représente la feuille IV vue de profil, montre fort bien ce renflement de la feuille à la base de son tiers supérieur, là où se trouve ce tissu palissadique.

Il peut y avoir plus de 4 cellules internes, même au stade ayant pour origine des quadrants : ainsi, dans la 8^e coupe, la cellule c_3 (*fig.* 21).

Les coupes 9 à 11 (*fig.* 22 à 24) sont les homologues des coupes 4 à 7 (*fig.* 10 à 13) de la feuille III, car elles ont pour origine 4 cellules fondamentales seulement et leur contour est elliptique. Nous y constatons l'apparition des cellules c_1 , c_2 , c_3 et c_4 .

La coupe 11 (*fig.* 24) présente en un point 5 couches cellulaires, par suite de la formation d'une cloison périclinal dans la cellule épidermique ventrale de gauche. C'est donc à la base de la zone à coupe elliptique, à l'instant où la coupe va devenir plane du côté ventral, que la nervure présente le maximum de couches cellulaires. Ici, comme dans la majorité des Mousses, c'est au-dessous du milieu de la feuille que se trouve le plus grand développement (Au niveau de

la 11^e coupe à partir de la pointe dans cette feuille débitée en 17 coupes).

Dans la feuille IV chacune des cellules dorsales provenant des 2 cellules fondamentales médianes s'est divisée en deux au moyen d'une cloison anticline, donnant ainsi 4 cellules dorsales *d* dans les coupes 9 à 14 (*fig.* 22 à 27) au lieu de 2 cellules dorsales *d* (*fig.* 10 à 12) dans la feuille III.

Nous avons enfin dans la coupe 10 (*fig.* 23) un mode de division très spécial de la cellule fondamentale médiane de gauche : la première cloison formée dans cette cellule fondamentale est bien, comme c'est la règle, une cloison péricleine *p* (*fig.* 23) qui amène la formation d'une cellule dorsale et d'une cellule ventrale. Mais la cellule dorsale au lieu de se subdiviser au moyen d'une cloison péricleine, comme dans les figures 22 à 28 (sauf dans la *fig.* 23), se divise par une cloison anticline *a* (*fig.* 23).

Les figures 25 et 26, qui représentent les 12^e et 13^e coupes de la feuille IV, nous montrent une zone dérivant non plus de 4 cellules fondamentales mais de 7 ; soient 4 à gauche et 3 à droite. La coupe de la feuille est sensiblement ovoïde dans cette zone. Ces coupes 12 et 13 (*fig.* 25 et 26) correspondent donc à la seule coupe 8 (*fig.* 14) de la feuille III. Il y a encore dans cette zone, comme dans la précédente, 4 cellules dorsales *d*.

Dans les coupes 14 et 15 (*fig.* 27 et 28) il y a autant de cellules fondamentales d'un côté que de l'autre. Mais dans la coupe 16 (*fig.* 29) il y a 5 cellules fondamentales à gauche contre 4 à droite (*fig.* 29) à la mise au point supérieure et 6 à gauche contre 5 à droite à la mise au point inférieure (en *f.*, *fig.* 2). Ceci est la marque de l'asymétrie due au chevauchement des feuilles l'une sur l'autre. Celle-ci n'apparaît pas tout au début, car dans les feuilles I, II et III on ne trouvait pas trace de cette asymétrie. La feuille ici est donc bien symétrique au début, comme l'affirmait Hofmeister pour les Mousses en général. Les coupes 12, 13 et 14 (*fig.* 25 à 27) correspondent à la seule 8^e coupe (*fig.* 14) de la feuille III.

La coupe 14 (*fig.* 27) est le début d'une zone intermédiaire entre la gaine et la partie moyenne de la feuille. Dans cette zone

le côté ventral est à peu près plan alors que le côté dorsal est bien plus fortement bombé que dans la zone précédente dite « à coupe biconvexe ». Le processus que nous avons décrit pour la coupe 10 (*fig. 23*), dans le cloisonnement d'une des cellules fondamentales médianes, se reproduit ici à la base de la feuille et marque la simplification de structure et la diminution d'épaisseur qu'on retrouve généralement chez toutes les Mousses. On constate que cette réduction se produit asymétriquement : elle commence, d'abord par le côté droit. A ce point de vue, comme en ce qui concerne le nombre de cellules fondamentales, c'est toujours le côté gauche qui est prédominant. Dans les coupes 15 et 16 (*fig. 28* et *29*) une cloison péricline *a* apparaît tout d'abord dans la cellule dorsale provenant de la cellule fondamentale médiane de droite, comme dans la coupe 10 (*fig. 23*) en *a*. Dans la coupe 16 (*fig. 29*) on constate le même fait dans la cellule dorsale provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche (voir *b*, *fig. 29*). On percevait déjà l'indication de ce mode de cloisonnement dans la coupe 14, où une cloison anticline *a* (*fig. 27*) apparaît en premier lieu dans la cellule dorsale provenant de la 2^e cellule fondamentale de droite. Il n'y a plus que trois cellules internes *i* dans la coupe 15 (*fig. 28*) et une seule dans la mise au point supérieure de la coupe 16 *i* (*fig. 29*). A la mise au point inférieure de cette même coupe (*f*, *fig. 2*) nous voyons encore 2 cellules dorsales et 1 ventrale issues de chaque cellule fondamentale centrale. Dans la coupe suivante, que je n'ai pas figurée, l'aspect est semblable. La structure est donc devenue sensiblement symétrique à l'extrême base de la feuille : ce qui peut s'expliquer par la faible épaisseur de cette partie encore méristématique, qui n'a pas encore rencontré l'obstacle qu'opposent les autres feuilles à son accroissement régulier en épaisseur.

Feuille V.

Cette feuille a 390 micra, soit 2/5 de millimètre de longueur. On peut être étonné de voir sur la planche photographique I la feuille V terminée par une pointe obtuse. En réalité il n'en est certainement pas ainsi et j'ai retrouvé dans mes coupes la

pointe de cette feuille (indiquée en pointillé dans la planche photographique) sous forme d'une initiale nettement à un pan. Dans la 2^e coupe on voit à la mise au point supérieure une cellule divisée en deux (*fig.* 30). C'est le stade analogue à celui de la figure 16. A la mise au point inférieure de cette coupe j'ai observé le stade en quadrants (*fig.* 31) ainsi que dans la coupe 3 (*fig.* 32). On aperçoit déjà dans cette coupe, à une mise au point inférieure, une subdivision des quadrants, ainsi que dans la coupe suivante (*fig.* 33). Dans ces premières coupes les parois cellulaires sont brunes et l'on ne voit même pas la coloration rosée indiquant le cytoplasma. Ce n'est que dans la 5^e coupe (*fig.* 34) que l'on perçoit nettement le contenu plasmatique qui ne prend encore que peu la coloration, contrairement à ce que l'on observe dans les zones en activité végétative intense. Ainsi donc, dans cette feuille découpée en 26 tranches égales, les 5 plus proches de la pointe sont formées de cellules qui, non seulement ne se diviseront plus, mais ont cessé toute croissance. Ce n'est que dans la coupe 6 (*fig.* 35), où le stade à 4 cellules centrales *i* est réalisé, que l'on voit le plasma coloré en beau rose par le congocorinthe dans ces 4 cellules centrales ainsi que dans les 2 cellules ventrales *v*. Dans la 7^e coupe (*fig.* 36) toutes les cellules ont un plasma d'un beau rose et l'on distingue même quelques noyaux cellulaires. Dans la 8^e coupe (*fig.* 37) il n'y a plus que les parois périphériques colorées en brun; les parois des cellules internes ont une coloration franchement violette. La coloration du plasma est bien plus vive dans cette 8^e coupe. En résumé tout le tiers supérieur de la feuille a donc ses parois brunies.

Les coupes 6 à 19 (*fig.* 35 à 45) représentent dans cette feuille la zone dite « à coupe biconvexe » dont chacune des cellules fondamentales médianes s'est subdivisée typiquement en 2 cellules dorsales *d*, 2 cellules internes *i* et une cellule ventrale *v*. Naturellement aux 2 extrémités de cette zone la structure ne correspond pas à cette description. C'est ainsi que vers la pointe de la feuille (coupes 6 et 7) il n'y a encore que 2 cellules dorsales *d* (*fig.* 35 et 36). Il y en a 3 dans la coupe 8 (*fig.* 37). En ce qui concerne les cellules ventrales c'est à l'autre extrémité de cette zone que nous trouvons des exceptions :

ainsi dans les coupes 10 et 11 (*fig.* 39 et 40) la cellule ventrale provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche s'est dédoublée donnant ainsi 1 cellule interne supplémentaire *v'* (*fig.* 40).

On voit sur la planche photographique I que la feuille V, représentée de profil en V *bis*, présente son maximum d'épaisseur à la hauteur de la coupe 13. La coupe 14 (*fig.* 41) montre très nettement que cette épaisseur remarquable est due surtout à l'allongement des cellules périphériques formant un véritable tissu en palissade, déjà signalé plus haut pour la feuille précédente.

Immédiatement après ce lieu de plus grande épaisseur la coupe de la feuille présente un aspect aplati qu'elle conserve jusqu'à la base de cette zone.

Il n'y a aucune raison de penser que le développement de la zone à coupe biconvexe se soit produit autrement que celui des zones comparables des feuilles plus jeunes. Je décrirai celui-ci d'après la figure 41. La cloison 11 a dû se former la première, puis les cloisons 2*g*2*g* et 2*d*2*d*, limitant ainsi 4 cellules fondamentales. Chacune de ces cellules fondamentales s'est divisée par une première cloison péricline *m*. Dans les 2 cellules fondamentales médianes il s'est produit ensuite d'autres cloisons périclines *p* isolant 4 cellules internes *i*, 2 cellules ventrales *v* et 2 cellules dorsales qui, par 2 cloisons anticlines, donneront 4 cellules dorsales *d*. Dans les 2 cellules fondamentales ne touchant pas la cloison médiane 11 il apparaît en général, après la cloison péricline *m*, des cloisons anticlines telles que *a*, plus ou moins inclinées sur la cloison *m*, auxquelles succèdent des cloisons périclines telles que *b* qui augmentent ainsi le nombre des cellules internes en donnant des cellules homologues des cellules *c*₁*c*₂*c*₃*c*₄ de la feuille IV (*fig.* 23 à 26). Dans la cellule fondamentale qui est le plus à droite il se produit en général 1 ou 2 cloisons périclines *e* (*fig.* 34 à 42), parallèles à la cloison *m*, avant qu'il n'apparaisse des cloisons anticlines telles que *f* (*fig.* 38 à 42). Les coupes 17 à 19 nous montrent l'une des 4 cellules dorsales qui s'est divisée par une cloison péricline pour donner une petite cellule interne *g* (*fig.* 43 à 45). Remarquons que c'est à

gauche de la médiane de la feuille que cette cellule *g* apparaît. L'asymétrie se manifeste donc ici nettement : le côté gauche étant plus épais que le droit. Plus près de la pointe nous avons vu que l'inverse avait lieu. Dans la coupe 17 (*fig. 43*) il y a 2 cellules internes de plus *c₅* et *c₆* qui se correspondent symétriquement. Cette cellule *c₆* se voit encore dans la coupe 19 (*fig. 45*). On rencontre donc le plus grand nombre de cellules internes au-dessous de cet endroit où les cellules périphériques forment un tissu palissadique.

Les figures 46 à 48 correspondent respectivement aux coupes 20 à 22 (zone de coupes à contour plan du côté ventral et très convexe du côté dorsal). Il y a à la base du développement de cette zone 8 cellules fondamentales, et non plus 4 comme précédemment ; les 4 médianes se cloisonnent d'abord chacune au moyen de 3 parois périclinales en 1 cellule dorsale, 1 interne et 1 ventrale. Les cellules dorsales se subdivisent ensuite en général chacune en 2 par une cloison anticline pour donner 8 cellules dorsales *d* (*fig. 46*) ou 6 (*fig. 47*).

La coupe 22 (*fig. 48*) nous présente une toute autre structure. Elle a un aspect presque triangulaire, dû à l'amincissement brusque des 2 bords de la feuille, et montre l'ébauche d'une lame foliaire à une couche, sous forme de 2 cellules *f* de chaque côté (*fig. 48*). Il n'y a plus que 4 cellules centrales correspondant aux cellules que nous avons appelées *i* dans les dessins précédents. En effet la cellule fondamentale de droite s'est divisée par une cloison péricline en 1 cellule ventrale et 1 dorsale, mais la cellule dorsale au lieu de se diviser par 1 cloison péricline s'est divisée par 1 anticline *a* (*fig. 48*). Le segment de nervure provenant de la cellule fondamentale médiane de droite (située entre les parois 11 et 2*d*2*d*) (*fig. 48*) est donc bien moins différencié que celui provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche (située entre 11 et 2*g*2*g*) (*fig. 48*) d'autant plus que dans ce segment une des cellules dorsales a donné 1 cellule correspondant à la cellule *g* de la figure 43.

Dans les 2 coupes suivantes (les 23 et 24) (*fig. 49* et 50) on constate encore plus nettement cette réduction dans le développement des segments du côté droit par rapport à ceux qui

leur sont homologues du côté gauche. Le nombre des cellules internes *i* est réduit à 1 dans les figures 49 et 50.

Le processus signalé pour le cloisonnement de la cellule fondamentale médiane de droite dans la figure 48 (production d'une cloison *a*) se rencontre dans la figure 46 pour la cellule fondamentale médiane de gauche et dans la figure 50 dans les cellules fondamentales médianes de droite et de gauche.

Dans la figure 50 la cellule dorsale *d* ne s'est pas encore subdivisée par une cloison péricleine. Ceci montre que, dans ce mode de cloisonnement, c'est bien la cloison *a* qui apparaît la première et non les cloisons péricleines telles que *b* qui viennent subdiviser les cellules dorsales. Comme ces cloisons *b* se placent en effet souvent dans le prolongement l'une de l'autre elles pourraient faire croire à l'existence d'une cloison péricleine unique (voir *fig.* 49 et 50).

Le côté droit de la lame foliaire possède 5 cellules sur la coupe alors que la partie gauche n'en possède que 4 (*fig.* 50).

L'allongement de la partie droite est donc aussi manifeste que la simplification de son développement et la réduction de son épaisseur.

Feuille VI.

Cette feuille a 660 micra ou 0^{mm},66 de longueur. J'ai décrit les premières feuilles avec un assez grand détail, coupe par coupe, car elles étaient encore en plein développement. Les parois cellulaires de leur segmentation primitive et spécialement celles de leurs cellules fondamentales étaient encore reconnaissables. Ce n'est plus maintenant que la partie basilaire qui présente ces caractères méristématiques. C'est pourquoi j'étudierai peu la région de la pointe, qui est restée semblable à ce qu'elle était dans les stades précédents. L'étude de la base foliaire nous montrera le développement de la zone formant gaine, qui n'avait encore que 3 coupes de hauteur dans la feuille V.

J'étudierai plus complètement la feuille VII (la plus longue de celles décrites ici).

En regardant la planche photographique I on est frappé du

fait que dans cette feuille VI, presque aussi grande que la feuille VII, la gaine n'est guère plus développée que dans la feuille V, notablement plus courte. Ceci nous montre bien que le lieu du maximum de croissance se déplace de la pointe à la base de la feuille comme dans une coupe du centre à la périphérie (fait déjà signalé).

Au point de vue de la coloration des membranes cellulaires, on ne trouve que la coloration brune de la pointe jusqu'à la 34^e coupe. Dans la 35^e la coloration violette apparaît au centre et ventralement; on la rencontre jusque vers la coupe 42 dans les cloisons du centre de la nervure. Dans cette feuille, comme dans la précédente, la coloration brune s'étend sur toute la zone à coupe circulaire et la coloration violette sur la zone à coupe biconvexe. Dans les feuilles suivantes il n'en sera plus ainsi, la coloration brune gagnant rapidement la base de la feuille, précédée de la coloration violette.

Les figures 51 à 53 représentent des coupes de l'extrême pointe et nous offrent une structure identique à celle déjà observée chez les feuilles précédentes (*fig.* 6 à 8, 15 à 17, 30 à 32) sauf l'épaississement un peu plus grand des parois cellulaires externes, qui commence par la pointe de la feuille comme tous les autres processus de différenciation.

Les figures 54 à 58 représentent des coupes dans la zone ayant pour origine 4 cellules fondamentales. La 9^e coupe (*fig.* 54) montre un aspect très semblable à celui des coupes 7 et 8 (*fig.* 36 et 37) de la feuille V. L'effilure plus prononcée du côté gauche vers la pointe est donc assez générale puisque nous la retrouvons dans les feuilles VII (*fig.* 65 et 66) et IX (*fig.* 103).

A la base de la zone biconvexe on constate une certaine tendance à la multiplication des cellules ventrales, fait déjà indiqué dans une zone comparable de la feuille V (*fig.* 45). Du côté dorsal il en est de même. Nous voyons dans la zone à coupe plan convexe un grand nombre de cellules *g* (*fig.* 55 à 60), formées par division des cellules dorsales au moyen de cloisons périclines et qui correspondent exactement aux cellules *g* (*fig.* 43 à 45) de la même zone de la feuille V.

Dans la zone basilaire les coupes 29 à 42 (*fig.* 60 à 62) ont

dû passer à l'origine par un stade analogue à celui représenté par la coupe 23 de la feuille V (*fig.* 49). Une seule coupe de la partie engainante de la feuille V correspond donc à peu près à 2 coupes de la même zone de la feuille VI. L'accroissement commence par conséquent à devenir assez intense à la base.

L'asymétrie foliaire est moins marquée dans cette région de la feuille VI que dans les 2 feuilles précédentes, mais décelable cependant : en comptant par exemple le nombre des cellules de la lame foliaire de chaque côté et en comparant les segments homologues de la nervure issus de cellules fondamentales symétriques.

Feuille VII.

Cette feuille a 810 micra soit 0^{mm},8 de longueur, c'est-à-dire qu'elle a atteint la grandeur de nombreuses feuilles adultes. En effet la feuille VIII, plus âgée qu'elle mais plus petite, est presque complètement développée. La feuille VII n'a plus guère qu'à acquérir une gaine d'une plus grande largeur.

Dans la première coupe où l'on aperçoit cette feuille elle apparaît sous forme de 2 cellules, puis, à la mise au point inférieure, sous forme de quadrants indivis. Dans la coupe suivante on voit une cellule centrale. Enfin dans la 3^e coupe (*fig.* 64) nous voyons 3 cellules fondamentales à l'origine du cloisonnement et une centrale. La coupe 4 montre 2 cellules centrales et la coupe 5 en montre 4. La pointe de cette feuille ne semble différer des précédentes que par l'apparition très précoce de 4 cellules fondamentales à la nervure : c'est sans doute pourquoi elle est bien moins effilée.

Les coupes 6 et 7 (*fig.* 65 et 66) nous montrent cette atrophie de la nervure du côté gauche que nous avons déjà mentionnée pour la feuille V (*fig.* 35 à 37) et la feuille VI (*fig.* 54). Mais bientôt c'est le côté droit qui s'allonge nettement et c'est de ce côté qu'apparaissent les cellules internes. C'est ainsi que dans la coupe 6 (*fig.* 65) la première cellule interne c_2 qui se forme après les 4 cellules internes fondamentales i est du côté droit. Dans la 7^e coupe (*fig.* 66) la cellule c_4 est encore du côté droit. Dans la 20^e coupe (*fig.* 71) c'est toujours du côté droit qu'appar-

rait la cellule c_6 , début du stade à 12 cellules internes. Lorsque ce stade est complètement réalisé il se forme encore une cellule interne de plus c_{10} du côté droit (*fig.* 76). C'est dans cette coupe 25 (*fig.* 76), qui se trouve vers le bas de la zone elliptique, que se rencontre le plus grand nombre de cellules internes. En examinant d'ailleurs tous les dessins on constate facilement qu'il y a toujours beaucoup plus de cellules internes à droite qu'à gauche.

Dès le début de la zone à coupe plan convexe nous voyons se produire une réduction du cloisonnement, analogue à celle décrite dans la même zone des feuilles précédentes (voir par exemple *a*, *fig.* 48 pour la feuille V). J'avais alors fait remarquer que la cellule fondamentale médiane de droite s'était divisée par une cloison péricleine en une cellule ventrale et une cellule dorsale, comme toutes les cellules fondamentales ; puis que la cellule dorsale ainsi formée, au lieu de se diviser par une cloison péricleine pour donner une cellule interne fondamentale, s'était divisée au contraire d'abord par une cloison anticline *a*. Dans la feuille VII ce processus se produit dans la cellule fondamentale de gauche (voir *a*, *fig.* 77 à 80). Il s'étend ensuite également à l'autre côté, dans toute la zone à coupe concave qui n'a pas encore développé de lame foliaire formant gaine (voir *a* et *b*, *fig.* 81 à 86). Je ferai remarquer que toute cette région intermédiaire n'était même pas indiquée par une coupe dans la feuille V et dans la feuille VI, car cette régression n'avait commencé à se produire dans ces feuilles que dans la zone formant la gaine (voir *a*, *fig.* 61 à 63).

Lorsque la face ventrale cesse d'être plane et juste avant qu'elle ne devienne concave, on constate un allongement et un amincissement du côté gauche [voir surtout coupe 31 (*fig.* 80)]. La feuille VI montrait à l'endroit correspondant une structure analogue (voir la figure 59 qui représente la coupe 36 de la feuille VI.) Cette irrégularité doit être due à des pressions exercées par les feuilles adjacentes au même stade du développement.

La gaine présente ici une grande hauteur et l'on peut constater combien son accroissement a été rapide quand on la compare à celle de la feuille VII. Dans les feuilles VI et VII

elle apparaît à la 42^e coupe à partir de la pointe (*fig.* 62 et 63 pour la feuille VI, *fig.* 87 pour la feuille VII). Ceci prouve que la feuille VII, qui a dû passer évidemment par un stade analogue à celui de la feuille VI, n'a développé récemment que sa gaine foliaire ; celle-ci atteint une hauteur de 12 coupes, alors qu'elle avait une hauteur de 3 coupes seulement dans la feuille VI. : la gaine a donc quadruplé.

Nous voyons, comme pour les feuilles précédentes, que la zone d'accroissement maxima se rapproche de plus en plus de la base. En regardant en effet les coupes 42, 44 et 47 (*fig.* 87 à 89) on voit aisément qu'elles correspondent à la coupe 23 (*fig.* 49) de la feuille V. La division en 4 cellules *h* (*fig.* 49) de la cellule dorsale primaire, provenant de la cellule fondamentale médiane de gauche chez la feuille V, se retrouve intacte dans les coupes 42 et 47 (*fig.* 87 et 89) de la feuille VII (Dans les figures 49 et 87 les 2 cellules *h* externes sont seules indiquées). Dans la coupe 44 (*fig.* 88) les 2 cellules extérieures *h* se sont subdivisées chacune par une cloison anticline donnant 4 cellules *h'*. Il est frappant de remarquer que c'est la cloison péricline *a* (*fig.* 87) qui s'est d'abord formée et que les 2 cellules ainsi séparées par cette cloison *a* se sont subdivisées chacune par une cloison péricline *p* (*fig.* 87) ; ces 2 cloisons périclines *p* se trouvent à peu près exactement dans le prolongement l'une de l'autre. La cloison anticline *b* (*fig.* 87 à 89) n'existait pas encore dans la figure 49. La première cellule ventrale de droite de la figure 47 a donné 2 cellules *vd'* (*fig.* 87 à 89). La 2^e cellule fondamentale de droite à partir de la cloison médiane, qui n'était encore divisée que par une cloison péricline dans la figure 50, donnant ainsi une cellule dorsale et une ventrale *l*, montre un développement bien plus grand dans les figures 87 et 88. La cellule ventrale donna 2 cellules *ve* dans la coupe 44 (*fig.* 88). La cellule dorsale se divisa d'abord en 2 par une cloison anticline *j* (coupes 42 et 44, *fig.* 87 et 88), les 2 cellules ainsi formées se divisèrent ensuite chacune par une cloison péricline dans la figure 87 (coupe 42) alors que la cellule de droite restait indivise *k* dans la coupe 44 (*fig.* 88). Dans la coupe 47 (*fig.* 89) la 2^e cellule fondamentale de droite a donné seulement 3 cel-

lules superposées au moyen de 2 cloisons péricleines (*fig.* 89). D'ailleurs cette coupe 47 (*fig.* 89) de la feuille VII ne peut dériver directement ni du stade représenté par la coupe 23 (*fig.* 49) ni de celui que montre la coupe 24 (*fig.* 50) de la feuille V. Car s'il peut provenir d'un stade analogue à la figure 49. en ce qui concerne le cloisonnement de la 2^e cellule fondamentale de droite, il ne le peut pour la 2^e cellule fondamentale de gauche qui se rattache au contraire au type de la coupe 24 (*fig.* 50). En effet, la cellule dorsale primaire provenant de cette cellule fondamentale s'est divisée par une cloison anticline *m* (*fig.* 50) comme dans les coupes 47, 48, 50 et 51 (voir *m*, *fig.* 89 à 92). Il est également curieux de constater la façon dont se divise en 4 cellules, par une cloison péricleine suivie de 2 anticlines, la cellule de la nervure qui avoisine immédiatement la lame foliaire dans ces coupes de base (voir les cellules marquées *n* dans les figures 87 à 92). On voit qu'il y a en général un groupe de 4 cellules *n* de chaque côté de la nervure. Dans la formation d'un tel groupe la cloison péricleine apparaît la première, car nous observons dans les coupes 42 et 50 (*fig.* 87 et 91) une cellule fondamentale qui a donné 4 cellules *n* en se cloisonnant d'abord au moyen de la membrane *o* (*fig.* 87 et 91). La cellule dorsale ainsi formée s'est divisée par une anticline *m* (*fig.* 87 et 91) alors que la cellule ventrale n'a pas changée. Les coupes 48, 50 et 51 (*fig.* 90 à 92) de la feuille VII dérivent visiblement d'un stade très comparable à celui représenté par la coupe 24 (*fig.* 50) de la feuille V.

Au sujet du développement de la lame foliaire on voit, d'après les figures 90 à 92, que les divisions se produisent n'importe où et non pas uniquement près de la nervure ou du bord de la feuille. (On reconnaît qu'une cellule vient de se diviser lorsque les noyaux des 2 cellules-filles sont en face l'un de l'autre et assez rapprochés de la jeune paroi qui vient de se former, la ligne qui joint leurs centres étant perpendiculaire à la paroi de séparation qui est naturellement très mince. Les insertions d'une telle paroi ne correspondent pas encore à un enfoncement de la surface externe, comme cela a lieu pour les membranes plus âgées). On voit ainsi des parois venant de se former en *r* (*fig.* 90 à 92). Les jeunes cellules

se reconnaissent également à ce que leur volume est de moitié moindre que celui des autres cellules.

Feuille VIII.

En regardant la planche photographique I on est frappé par le fait que cette feuille est plus courte que la précédente, ce qui doit être une simple particularité individuelle. Cette feuille est nettement plus large que la feuille VII, dans toutes ses parties et spécialement vers sa pointe. Je dois dire que les coupes du sommet ayant été un peu écrasées il se peut qu'il y ait quelques inexactitudes dans la reconstitution. Il n'y a plus que la partie engainante de la feuille qui mérite une description, puisque c'est la seule qui se soit accrue notablement et distingue cette feuille de la précédente.

Cette feuille VIII a complètement terminé ses divisions cellulaires car la coloration violette des parois, qui montre le début de la différenciation de la membrane, se voit encore dans la nervure à l'endroit où celle-ci va se fusionner avec la tige. La coloration brune des membranes, qui était devenue moins intense du côté ventral et au centre de la nervure vers la coupe 35, commence à faire place vers la coupe 39 à la coloration violette, qui se manifeste comme toujours d'abord au centre et du côté ventral de la nervure. Ce n'est qu'à partir de la coupe 41 que la coloration violette s'est généralisée et se voit nettement, alors que les cellules marginales de la lame foliaire et les cellules épidermiques dorsales de la nervure possèdent seules des traces de la coloration brune. Quelques coupes, dans la zone de pointe de la feuille VIII, nous montreront que cette feuille s'est développée d'une façon tout à fait identique à celle des feuilles précédentes. C'est ainsi que la coupe 16 (*fig. 93*) possède sensiblement le même aspect que la coupe 18 (*fig. 70*) de la feuille VII : la partie gauche de ces 2 coupes est large et trapue alors que la partie droite s'effile. Il est cependant très intéressant de constater que dans la feuille VIII le mode de cloisonnement trouvé seulement à la base dans les autres feuilles se rencontre ici très haut vers la pointe. Dans les

figures 93 à 97 nous ne voyons en effet que trois cellules internes correspondant aux cellules désignées par la lettre *i* dans les coupes des autres feuilles; car la cellule dorsale primaire, issue de la cellule fondamentale médiane de droite, s'est divisée par une cloison *b* (*fig.* 93 à 97) analogue à la cloison *b* des figures 81 à 86 (feuille VII). Mais ici c'est bien du côté droit comme dans la feuille V (voir cloison *a*, *fig.* 48) et non du côté gauche que ce mode de cloisonnement s'est d'abord manifesté. C'est ce cas qui doit être normal, car c'est ce côté qui s'amincit et s'allonge chez toutes les feuilles de cette espèce dans les coupes proches de la base foliaire.

Les coupes 27, 29 et 31 (*fig.* 94 à 96) correspondent à cette zone de la feuille VII à coupe en forme de croissant et sans lame foliaire, intermédiaire entre la gaine et la partie plan convexe [voir coupes 33 à 38 (*fig.* 81 à 86) de la feuille VII]. Je ne parlerai pas des cloisonnements de cette zone décrits chez la feuille précédente.

Les coupes 40 et 42 (*fig.* 98 et 99) de la feuille VIII sont très comparables aux coupes 50 et 51 (*fig.* 91 et 92) de la feuille VII. On y voit, comme dans celles-ci, les quatre cellules *n* mais seulement du côté droit de la nervure (*fig.* 98 à 100). La cellule épidermique ventrale, issue de la cellule fondamentale médiane de droite, s'est divisée en deux par une cloison anticline donnant 2 cellules *ve* (*fig.* 98 à 101). Ceci n'est d'ailleurs qu'une conséquence de l'aplatissement de toute la nervure et spécialement des cellules ventrales et internes de celle-ci, que l'on constate à son plus haut degré dans les coupes 42 et 44 (*fig.* 99 et 100). Les coupes 44 et 45 (*fig.* 100 et 101) montrent une réduction encore plus grande, car il n'y a plus qu'une cellule interne *i*.

Dans la lame foliaire on peut considérer que les divisions ont complètement cessé.

Feuille IX.

Je vais enfin parler très succinctement de la feuille IX. Elle doit avoir à peu près 0^{mm},8 de longueur, car je l'ai rencontrée dans 53 coupes. Ses parois cellulaires sont entièrement

brunies, sauf à l'endroit de l'insertion, dans les 2 coupes inférieures, où elles sont violettes.

Je comparerai les coupes de la feuille IX à celles de la feuille VII, décrite avec détails.

La coupe 4 (*fig.* 102) n'est pas autre chose que la coupe 3 (*fig.* 64) de la feuille VII, mais bien plus évoluée. Nous retrouvons jusque dans cette feuille IX (coupe 6, *fig.* 103) l'allongement du côté gauche constaté déjà dans la feuille V (coupes 6 à 8, *fig.* 35 à 37), la feuille VI (6^e coupe, *fig.* 54) et la feuille VII (coupes 6 et 7, *fig.* 65 et 66). Cette asymétrie doit être due aux pressions des feuilles adjacentes lors du développement.

Toute la zone ayant pour origine 4 cellules fondamentales n'a rien de bien particulier. La ressemblance de la coupe 28 (*fig.* 107) de la feuille IX avec la coupe 29 (*fig.* 95) de la feuille VIII est très grande. La coupe 34 (*fig.* 108) de la feuille IX peut être comparée à la coupe 33 (*fig.* 97) de la feuille VIII. On est frappé, en regardant ces coupes, de la grandeur des cellules comparées à celles de la coupe 40 de la feuille VIII (*fig.* 98) et particulièrement en ce qui concerne la lame foliaire. On peut faire la même remarque en comparant toutes les coupes faites dans la gaine de cette feuille avec celles faites dans la même zone de la feuille VIII. Ceci n'a rien de surprenant, car dans la feuille VIII la gaine venait de terminer ses divisions, tandis que dans la feuille VIII l'état adulte est complètement atteint, sauf pour les deux ou trois coupes de base.

Malgré le nombre très restreint de couches cellulaires il est très difficile de suivre le cloisonnement dans cette feuille, dont les cellules se sont déplacées et ont exercé des pressions les unes sur les autres. C'est pourquoi, dans plusieurs de mes dessins (*fig.* 108 à 111) je n'ai pas indiqué les cloisons fondamentales par des traits renforcés.

La figure 113 montre la feuille IX se fusionnant avec la tige par son côté gauche. La partie encore libre de la lame foliaire 1 (*fig.* 113) présente deux couches sur une grande partie de son étendue, ce qu'on constate souvent à l'endroit de l'insertion des feuilles de Mousses sur la tige.

Description de jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch
vues en entier, à plat.

J'ai disséqué quelques points végétatifs d'*Andreaea crassinervia* Bruch, extraits toujours du même matériel, fixé et conservé comme je l'ai dit plus haut. J'ai pu observer directement, sans aucune coloration, les noyaux et leurs masses chromatiques.

En faisant la moyenne d'un certain nombre de mesures, j'ai trouvé que les feuilles adultes avaient à peu près $1^{\text{mm}},1$ de longueur. Limpricht (27) (page 143) indique comme longueur des feuilles : 0,9 à 0,22 et jusqu'à $1,35$ à $0^{\text{mm}},27$.

La figure 114 représente une très jeune feuille à peu près entière et mesurant $1/33$ de millimètre de hauteur, donc très sensiblement égale à la feuille I décrite par moi plus haut. Si l'on se reporte à la description de cette feuille I, on constate qu'elles ont sensiblement la même structure. La figure 114 possède à sa pointe une cellule qui a bien les caractères d'une initiale, vu la grandeur de son noyau *a* (*fig. 114*) d'un diamètre de $6^{\mu},4$, et possédant une masse chromatique de $2^{\mu},4$ de largeur. La cellule sous-jacente a un noyau aplati *b* (*fig. 114*) dont le plus grand axe a $6^{\mu},8$ et le petit $3^{\mu},2$ avec une masse chromatique de $1^{\mu},6$. Cette cellule sera probablement l'origine de la partie à coupe circulaire. Les deux échelons inférieurs donneront la portion à coupe elliptique et la gaine. Les dimensions du noyau *e* (*fig. 114*) sont $4^{\mu},4$ pour l'ensemble du noyau et $1^{\mu},6$ pour la masse chromatique. Pour le noyau *f* (*fig. 114*) le diamètre du noyau est de $3^{\mu},2$ et celui de la masse chromatique de $1^{\mu},2$. Les dimensions de ces noyaux sont sensiblement celles qu'on rencontre dans toute la partie méristématique de feuilles même bien plus âgées.

On constate déjà dans cette très jeune feuille une asymétrie visible, car aux deux cellules *c* il ne correspond qu'une cellule *d* de l'autre côté de la cloison médiane de la feuille.

Une feuille un peu plus âgée (*fig. 115*) ne présente déjà plus à son sommet de cellule spéciale. L'initiale a dû être remplacée par les deux cellules *a*₁ et *a*₂ qui formeront sans doute l'extrême pointe constituée, jusqu'à l'état adulte, par deux cellules empi-

lées l'une sur l'autre. La cellule *b* (*fig.* 115) est encore indivise, mais elle s'est allongée, ce qui a permis à son noyau de prendre un contour circulaire normal, au lieu d'être aplati comme celui de la cellule *b* (*fig.* 114).

Nous voyons dans cette jeune feuille (*fig.* 115) les cellules de la périphérie se diviser plus activement que celles du centre. C'est ainsi que les 2 cellules *c* sont placées en face d'une seule cellule interne *d* (*fig.* 115). Ce fait se rencontre d'ailleurs généralement chez les Mousses (voir les travaux de Nägeli, que j'ai résumés plus haut) et est en rapport avec la formation de la nervure.

La figure 116 représente une feuille un peu plus âgée et d'une forme triangulaire, la base étant assez élargie. J'ai marqué par des traits renforcés ce qui correspond à la limite des segments détachés par l'initiale, ou simplement aux principales divisions de ceux-ci, ainsi que la cloison médiane. On voit aisément que du côté gauche, entre *aa* et *dd*, il y a 3 rangées de cellules, alors qu'il n'y en a que deux du côté droit.

Le fait le plus intéressant consiste en la présence des cloisons *e* et *f*, qui semblent marquer le début du fonctionnement d'une initiale à 2 pans. Mais, tout de suite après, la cloison *gg* vient rétablir le cloisonnement au moyen d'un seul pan. Il peut donc exister, même dans cette espèce, une initiale à 2 pans.

La figure 117 montre la pointe d'une feuille atteignant 0^{mm},17 de longueur. On remarquera la grandeur des cellules de la pointe et l'épaisseur de leurs parois: ceci indique qu'elles ont perdu leur faculté de multiplication.

La figure 118, qui représente une feuille de 1/4 de millimètre de longueur, montre une coloration brune des parois de sa cellule de pointe. La cellule située au dessous a encore des parois jaune brun. Cette feuille est donc très semblable à la feuille IV décrite plus haut. En la faisant rouler entre le porte-objet et le couvre-objet elle s'est présentée à moi sous différents aspects; ainsi la figure 119 montre sa pointe vue de face. J'ai figuré quelques noyaux, ce qui permettra de se rendre compte de leur grandeur relative par rapport aux cellules qui les contiennent.

Les figures 120, 121, 123 à 128 représentent le contour géné-

ral de jeunes feuilles de plus en plus âgées. Ceci nous montre d'abord leurs changements de formes, ce dont nous avons déjà pu nous rendre compte au moyen des reconstitutions en plastiline. De plus on peut voir la progression de la coloration brune sur la surface foliaire; j'en ai marqué la limite approximative par un trait. J'ai indiqué de même la limite de la coloration jaune brun, qui la précède dans sa marche vers la base de la feuille. Naturellement ces zones ont des limites peu précises.

La figure 120 indique le contour d'une feuille ayant $1/10$ de millimètre de longueur (c'est-à-dire à peu près la taille de la feuille III). La forme en est semblable et aucune partie n'est colorée

La figure 121 est une feuille de $1/4$ de millimètre (dimension de la feuille IV). La figure 122 représente la pointe de cette même feuille plus grossie. Les 2 premières cellules ont des parois à coloration jaune et qui sont très épaissies, comme on le constate d'après la figure 122.

La figure 123 montre une feuille intermédiaire comme longueur entre les feuilles V et VI décrites plus haut.

Jusqu'ici la séparation, entre les zones de couleurs différentes, était marquée par une ligne perpendiculaire à la plus grande dimension de la feuille. Dans les feuilles plus âgées, au contraire, cette ligne est courbe, car les colorations gagnent d'abord les bords de la feuille. C'est ce que l'on constate dans la figure 124 (feuille de $0^{\text{mm}},66$ de longueur), la figure 125 (feuille de $0^{\text{mm}},70$ de longueur) et la figure 126 (feuille de $0^{\text{mm}},95$ de longueur). Enfin dans les feuilles ayant atteint la taille adulte, les colorations gagnent également plus vite le long de la nervure. Ce dernier processus est spécialement net sur la figure 127 pour la coloration brune. La figure 128 montre la progression plus rapide de celle-ci le long des bords de la feuille et le long de la nervure.

Développement de la feuille d'*Andreaea angustata* Lindberg.

Limpricht (27) (dans le « Rabenhorsts Kryptogamen Flora » page 144) indique une longueur de $1^{\text{mm}},4$ et une largeur de $0^{\text{mm}},35$ pour la feuille de cette espèce.

La feuille représentée par la figure 129 a 1^{mm},7 de longueur. Les feuilles sont nettement en forme de faux, à pointes dirigées d'un même côté, comme dans l'espèce précédente. La figure 129 a été faite, comme tous mes dessins, à la chambre claire. On peut donc se rendre compte d'un coup d'œil de la forme et de la disposition des cellules : vers la base on voit celles de la nervure très allongées dans la direction de la base à la pointe, alors que celles des bords sont allongées perpendiculairement à cette direction à l'endroit où la feuille est la plus large (*fig.* 129). Tout à fait à la base ces dernières s'allongent au contraire comme les cellules de la nervure. D'ailleurs, dans la région basilaire, toutes les cellules sont allongées dans ce sens. Dans le reste de la feuille, elles ont des dimensions sensiblement égales dans toutes les directions et présentent un contour arrondi.

En coupe, la feuille n'a guère plus de 3 couches de cellules, comme Limpricht (27) l'avait déjà remarqué. La nervure est donc bien moins épaisse que chez l'*Andreaea crassinervia* Bruch et d'ailleurs l'aspect d'une coupe transversale de feuille distingue facilement ces 2 espèces ; celle d'*Andreaea angustata* Lindberg étant toujours aplatie dorso-ventralement jusqu'à l'extrême pointe et ne présentant jamais un contour circulaire. Dans la partie la plus épaisse, la coupe de la feuille a un aspect losangique, les 2 diagonales se coupant à angle droit et la plus petite marquant la direction dorso-ventrale.

C'est dans cette espèce que j'ai observé une feuille à 2 lobes, montrant ainsi une grande ressemblance avec la feuille de nombreuses Hépatiques dans sa forme extérieure. J'ai publié sur ce sujet une note (31) où l'on voit un certain nombre de coupes transversales à différents niveaux de cette feuille anormale. J'en ai profité pour citer tous les autres traits de ressemblance déjà remarqués par les auteurs entre Hépatiques et Andréacées, aux points de vue de l'anatomie et du développement de ces végétaux.

Kühn (28), qui n'a guère étudié dans sa thèse que le développement de l'*Andreaea petrophila* Ehrh., espèce énerve, et rapidement celui de l'*Andreaea rupestris*?, pourvue d'une faible nervure, considère que les Andréales s'éloignent des autres

Mousses, car dans ces espèces le développement de la feuille, qui a lieu en général au moyen d'une initiale à un pan, les rapproche au contraire des Hépatiques. Cet auteur (28) a signalé, au sujet du fonctionnement de l'initiale des feuilles, un fait unique dans le règne végétal : c'est que l'on peut rencontrer, non seulement dans une même espèce, mais chez un même individu, et, ce qu'il y a de plus inattendu, dans une même feuille, tantôt une initiale à un pan et tantôt une initiale à 2 pans. C'est ainsi que la figure 34 de la planche V de sa thèse nous montre la pointe d'une feuille assez large dont le cloisonnement a dû s'effectuer tout d'abord au moyen d'une initiale à 2 pans, puis finalement par une initiale à un seul pan. C'est un cas assez fréquent d'après Kühn (28) dans l'*Andreaea petrophila* Ehrh..

Berggren (29), analysant le travail de Kühn, résume en même temps le résultat de ses recherches personnelles. Il prétend avoir rencontré une initiale à un seul pan chez toutes les Andréales possédant une nervure, sauf chez l'*Andreaea nivalis* Hook.. Les espèces sans nervure posséderaient au contraire toutes une initiale à 2 pans, sauf l'*Andreaea alpina* Hedw. et l'*Andreaea petrophila* Ehrh. à feuilles étroites.

Gœbel dans son Organographie (22) nous dit qu'il n'a pas étudié les débuts du développement de la feuille d'*Andreaea rupestris*?, mais il pense qu'une cloison oblique se forme d'abord, comme pour donner une initiale à 2 pans, et que les parois transversales apparaissent ensuite. Il aurait observé un processus de ce genre dans les feuilles primordiales de *Schistostega* Mohr, formées quelquefois d'une simple rangée de cellules. Ce pourrait être aussi selon lui le cas chez *Ephemerum* Hampe. Il croit que la croissance de la feuille au moyen d'une initiale à un seul pan est un mode primitif rappelant les Hépatiques. On trouverait chez *Diphyscium* (Ehrh.) Mohr, comme chez *Andreaea* Ehrh., le passage du mode de cloisonnement à 1 pan à celui à 2 pans. Gœbel remarque enfin que les Mousses ne sont pas seules à présenter des faits de ce genre : les feuilles de *Salvinia* (Micheli) All. auraient des initiales à 2 pans alors que celles de l'*Azolla* Lam. n'en posséderaient jamais.

J'ai dit plus haut, à propos de l'*Andreaea crassinervia* Bruch,

qui est le type des Andréales à nervure, avoir trouvé une feuille qui avait dû présenter un instant une initiale à 2 pans (voir *fig.* 116). J'ai découvert chez *Andreaea angustata* Lindberg des cas encore plus nets. Dans cette espèce les feuilles généralement aciculaires présentent normalement une initiale à un seul pan (voir *fig.* 129 à 132, pour des pointes de feuilles ayant achevé leur différenciation, et *fig.* 133 à 136, pour de très jeunes feuilles). En disséquant un bourgeon terminal, je trouvai 3 jeunes feuilles d'âges divers (*fig.* 137 à 139) qui me présentèrent des cas très nets de ces 2 modes de cloisonnements. La figure 137 montre une très jeune feuille qui s'est cloisonnée d'abord au moyen d'une initiale à 1 pan. Ensuite apparurent 2 cloisons, *a* puis *b* (*fig.* 137), qui donnèrent naissance à une initiale à 2 pans. Cette initiale *i* n'a encore détaché qu'une cellule. La figure 138 montre une feuille un peu plus âgée, qui grandissait certainement au début par le moyen d'une initiale à 1 pan à laquelle a succédé bientôt une initiale à 2 pans par suite de la production des cloisons *a*, puis *b*. Mais ici l'initiale à 2 pans a déjà donné 4 segments (1, 2, 3, 4, *fig.* 138).

Dans la figure 139, qui représente une feuille plus âgée, il y a eu un instant une initiale à 2 pans provenant des cloisons *a* et *b* (*fig.* 139), mais elle a cessé de fonctionner immédiatement après avoir été formée. Il est à remarquer que la production de l'initiale à 2 pans est souvent indiquée par la courbure de la cloison qui précède *a*. C'est ainsi que dans les figures 138 et 139 la cloison *c* est fortement courbe alors que les cloisons précédentes *d*, *e*, *f*, etc., sont à peu près planes. Au point de vue du cloisonnement des segments, lorsqu'il y a une initiale à un seul pan, on constate que la première cloison apparaissant dans le jeune segment est dirigée suivant le plan de symétrie. Elle délimite la partie droite et la partie gauche de la feuille. Les 2 cellules ainsi formées, *d* et *g* par exemple pour la figure 136, évolueront chacune comme un segment devant son origine à une initiale à 2 pans, tel que 1 et 2 (*fig.* 138), c'est-à-dire qu'il apparaît dans chacune une cloison péricleine, telle que *p* (*fig.* 136). Les cellules extérieures se divisent ensuite par une cloison anticline, telle que *a* (*fig.* 136); celles situées contre la ligne médiane restent au contraire encore indivises à ce

stade. Vers la base de la feuille (*fig. 136*) on a un autre type de cloisonnement. Les cellules externes se divisent par des cloisons périclinales *b* (*fig. 136*) et les internes par des cloisons anticlines *c*. Dans la figure 135 on voit nettement que les cloisons anticlines progressent vers le centre en partant des bords. Il semble bien que presque toujours la cellule interne se divise d'abord par une cloison péricline, telle que *p* (*fig. 135*). La plus externe des 2 cellules ainsi formées se divise à son tour par une cloison anticline, telle que *b* (*fig. 135*) placée dans le prolongement d'une cloison anticline, telle que *a* (*fig. 135*), qui a divisé la cellule externe du segment. Après qu'une cloison, telle que *c* (*fig. 135*), se plaçant dans la continuation de *a* et de *b* vient diviser la cellule la plus interne, le cloisonnement se poursuit par la formation de cloisons anticlines, le plus généralement dans les cellules externes, telles que *g* (*fig. 139*). Ce nouveau système de parois anticlines se propage vers l'intérieur et les nouvelles cloisons anticlines se placent les unes dans le prolongement des autres. On a ainsi des cloisons, telles que *g, h, i* (*fig. 139*), qui semblent n'en former qu'une seule.

En examinant les diverses figures, faites comme toujours rigoureusement d'après nature, on constatera de nombreuses exceptions au schéma de développement que je viens d'exposer. La figure 134 nous en offre un exemple: la cellule *c* y est restée indivise. Cette figure nous montre encore un point très intéressant, car on y voit l'évolution ultérieure du segment basal limité par *ee* et *ff*, correspondant au segment basal de la figure 136 (*ee, ff*) dont j'ai parlé plus haut. Les 4 cellules *h₁* (*fig. 134*) correspondent à la cellule *h* (*fig. 136*) et les *i₁, j₁, k₁, l₁, m₁, n₁* (*fig. 134*) respectivement à *i, j, k, l, m, n* de la figure 136. Les cloisons anticlines et périclinales se plaçant toujours à peu près dans le prolongement l'une de l'autre, il est à peu près impossible de savoir combien de fois l'initiale d'une feuille a fonctionné. Les traits renforcés, que j'ai marqué comme étant la limite des segments, afin de faciliter l'explication du processus de cloisonnement, ne séparent donc certainement pas tous des segments successifs détachés par l'initiale, mais indiquent peut-être simplement les premières séries de cloisons anticlines qui se sont formées dans ceux-ci.

La coloration brune avance ici comme chez *Andreaea crassinervia* Bruch, plus rapidement le long des bords de la feuille. Dans les feuilles presque adultes j'ai constaté, comme chez l'espèce précédemment décrite, que la coloration progressait également plus vite le long de la nervure.

Les figures données par Kühn (28) dans sa thèse et par Berggren (26) en 1867, représentant des pointes de jeunes feuilles d'*Andreaea petrophila* Ehrh., permettent de conclure à un développement analogue à celui que je viens de décrire dans l'*Andreaea crassinervia* Bruch et *angustata* Lindberg. Je citerai encore, comme remarque intéressante de Kühn (28), que les feuilles d'*Andreaea petrophila* Ehrh. seraient à l'origine d'un vert émeraude et qu'elles prennent ensuite une couleur de bronze, passant enfin au brun sombre presque noir. J'ai bien observé aussi une coloration verte dans la pointe des feuilles, mais comme j'avais coloré mes préparations au vert d'iode, je ne sais pas si j'ai eu affaire à une coloration artificielle ou naturelle. D'après Kühn lorsque le temps reste sec longtemps les initiales des feuilles cessent leur activité plus tôt. Cet auteur a remarqué également que le processus d'épaississement commence dans les membranes de la pointe de la feuille et s'étend de là peu à peu vers la base ; mais à partir de ce moment la croissance en épaisseur de la feuille est encore possible, car, si un changement de temps survient, il se produit non seulement un allongement important des cellules inférieures non encore épaissies, mais une croissance intercalaire très vive au moyen de cloisons transversales et à la suite de laquelle les cellules inférieures deviennent très petites et quadratiques. Le processus d'épaississement se produit dans les cellules voisines de la base d'une façon bien plus inégale que vers la pointe et les cloisons auraient une épaisseur si faible que, sur les coupes longitudinales, on pourrait croire les lumens des cellules en communication entre eux. Kühn a donc vu que c'était la pointe de la feuille qui se différenciait et cessait son développement bien avant la base. Dans mes dessins de coupes transversales je n'ai pas figuré l'épaississement exact des membranes cellulaires, car il est assez faible. Pour les feuilles vues à plat, je les ai figurées comme je les ai vues. L'espace

entre les cellules n'indique pas forcément la membrane, souvent difficile à voir, mais l'espace compris entre les plasmas, qui se sont peut-être rétractés un peu.

Berggren (26) a bien étudié les *Andréales* à nervure en 1867, mais d'après ce que je comprends de sa publication (celle-ci étant écrite en langue suédoise ne m'est accessible que par les figures), il ne s'occupe guère du développement, et presque uniquement d'anatomie. Il figure 10 coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, mais qui appartiennent certainement toutes à des feuilles adultes. Il représente également 8 coupes transversales de feuilles d'*Andreaea rupestris* ? à divers niveaux. La figure 19, de contour losangique, ressemble assez à une coupe de feuille d'*Andreaea angustata* Lindberg, mais les autres coupes diffèrent notablement de cette dernière espèce, spécialement en ce que la nervure semble un peu plus épaisse et plus nettement séparée de la lame foliaire. La lame foliaire à une seule couche monte également plus haut vers la pointe que chez *Andreaea angustata* Lindberg. Pour *Andreaea Blyttii* Br. Eur., Berggren (26) figure : 10 coupes transversales de feuilles, une de tige et une vue à plat d'une pointe de feuille adulte ; puis une pointe de feuille jeune montrant l'initiale à un seul pan et le cloisonnement qui en résulte. Chez *Andreaea petrophila* Ehrh., il représente 2 pointes de feuilles vues à plat pour montrer le cloisonnement. Dans l'une d'elles il y a une initiale à 2 pans à la pointe, mais il semble d'après le cloisonnement que cette feuille ait dû posséder au début une initiale à un pan. Berggren (26) figure encore une coupe transversale dans la tige d'*Andreaea obovata* Theden. et une pointe de feuille vue à plat d'*Andreaea Hartmani* Theden., espèce sans nervure. On voit l'initiale à 2 pans à la pointe. Enfin pour *Andreaea nivalis* Hook. il montre l'initiale à 2 pans de cette espèce ; mais, à voir le cloisonnement sous-jacent, il semble qu'il y ait eu précédemment une initiale à un pan. Je fais la même remarque pour sa figure d'*Andreaea Hartmani* Theden.. C'est uniquement chez cette dernière espèce qu'il a figuré des coupes faites vraisemblablement dans de jeunes feuilles. Sa figure 36 montre une coupe dans une très jeune feuille ne possédant que 3 cellules

et correspondant au stade que j'ai appelé « en éventail ». Dans son analyse du travail de Kühn, Berggren (29) dit avoir trouvé toujours ce stade au début. Lorentz affirme la même chose pour les Mousses en général et je pense qu'il a raison. Dans ses figures 37, 38 et 39, Berggren montre la suite du cloisonnement dans des coupes transversales. Enfin il figure 4 coupes de feuilles adultes de cette espèce. On y remarque les papilles caractéristiques. Je citerai encore de Berggren (29) ce qu'il dit dans son analyse du travail de Kühn sur l'*Andreaea crassinervia* Bruch : la feuille de celle-ci, qui se développerait avec beaucoup de régularité, présenterait selon lui de nombreux points communs avec la croissance de l'embryon telle que le décrit Kühn. Pour la partie basilaire je ne vois pas bien la justesse de cette comparaison, qui ne peut avoir quelque valeur que pour la région d'extrême pointe à coupe circulaire. Berggren (29) ajoute en outre que, par opposition avec les autres Mousses, on ne trouverait pas de différences entre les cellules de la nervure, toutes de la même grandeur et possédant des parois aussi épaisses, mais qui seraient plus étroites et 4 à 5 fois plus longues que celles du parenchyme foliaire. Il a remarqué la grande régularité des divisions, qui permettrait de retrouver dans une feuille adulte la ligne médiane de la pointe à la base. Il prétend même que l'on aurait des deux côtés de la feuille 2 séries de cellules semblables en nombre et en longueur. Ceci est évidemment exact grosso modo, mais, ainsi que j'ai pu le montrer déjà dans *Andreaea crassinervia* Bruch, il y a une asymétrie très nette dans le développement à la base de la feuille. De plus, en étudiant avec soin les coupes successives d'une même feuille d'*Andreaea angustata* Lindberg, j'ai constaté dans la structure anatomique une légère différence entre les 2 côtés de la feuille. C'est ainsi qu'on trouve en épaisseur 1 couche cellulaire de plus, alternativement à droite et à gauche de la cloison médiane. Je pense que les feuilles présentant cette asymétrie possédaient peut-être une initiale à 2 pans qui l'aura causée.

Comme travail purement anatomique sur ces questions, je citerai celui de l'abbé Morin (30). Cet auteur représente (dans la planche I de sa thèse) 2 coupes transversales de feuilles d'An-

dréales à nervure: sa figure 6 est une coupe au sommet d'*Andreaea perichæticalis* (Hook.) récoltée à l'île de l'Ermitte. Les cellules épidermiques sont à lumen assez large tandis que les internes ont un lumen très étroit et rappellent les stéréides.

La figure 9 de cet ouvrage montre une coupe pratiquée au-dessus du milieu d'une feuille d'*Andreaea rupestris* Hedwig, récoltée sur les rochers de Saint-Herbot dans le Finistère. On y voit une courte lame foliaire, des cellules épidermiques à large lumen et des cellules internes ressemblant à des stéréides. Dans son texte (page 15) il rapproche les *Andreaea* Ehrh. des *Grimmia* Ehrh. il assure que les Andréales n'ont jamais d'eurycystes et qu'il serait prématuré de considérer comme telles les cellules ventrales.

Description d'une série de feuilles d'*Andreaea angustata*
Lindberg.

Le développement de la feuille de cette plante est bien plus simple que celui de l'*Andreaea crassinervia* Bruch. Je décrirai comme pour cette espèce quelques jeunes feuilles. Celles-ci appartenaient à une tige terminée par un archégone. J'ai numéroté les feuilles en commençant, comme toujours, par la plus jeune.

Feuille I.

Cette feuille a 45 μ de longueur. Dès la pointe nous constatons qu'elle est aplatie dans le sens dorso-ventral. Il y a tout lieu de penser que nous avons affaire ici à une feuille poussant au moyen d'une initiale à 2 pans, car nous ne voyons pas, comme dans l'*Andreaea crassinervia* Bruch, apparaître à la pointe un noyau situé vers le centre d'une cellule, puis un autre au-dessous. Ici c'est du côté gauche que le premier noyau *i* (fig. 140) apparaît. En abaissant la mise au point on voit le 2^e noyau *n* (fig. 140). La cloison de séparation entre ces deux noyaux semble se déplacer lorsqu'on fait varier la mise au point du microscope et reste toujours peu nette, ce qui montre son obliquité. Enfin, ce qui confirme l'existence d'une initiale à deux pans, c'est que dans la coupe suivante (fig. 141).

le côté gauche est formé de deux cellules *g* (*fig. 141*). Il est le plus développé, car à droite il n'y a qu'une cellule *d* (*fig. 141*). Or, dans la figure 140, c'est le côté gauche, formé d'une cellule plus grande que celle située à droite, qui était le plus développé. Ce déplacement de droite à gauche et vice versa du côté le plus développé indique une initiale à deux pans : car une telle initiale en fonctionnant donne deux séries de segments ; une même coupe transversale rencontre forcément deux segments d'âge différent et par suite de développement différent. Cette asymétrie s'égalise évidemment très vite à mesure qu'on s'éloigne de l'initiale.

La figure 142 nous montre un stade en éventail parfaitement régulier. Dans cette espèce toutes les parties de la nervure dérivent du stade en éventail ; c'est ce qui ressort d'une manière évidente lorsqu'on regarde les coupes de la base au sommet de cette feuille (*fig. 140 à 146*). On ne peut donc distinguer dans celle-ci des régions aussi différentes dans leur développement que chez *Andreaea crassinervia* Bruch. Comme chez toutes les Mousses, c'est vers le milieu de la feuille que se rencontre le maximum d'épaisseur et de complication de structure. C'est ainsi que nous voyons dans les figures 143 et 144 les deux cellules fondamentales médianes divisées chacune par une cloison péricleine et donnant ainsi une ébauche de nervure. Plus près de la base il y a, comme toujours, une simplification de la structure. Mais dans cette très jeune feuille l'épaisseur est maxima à la base (*fig. 146*).

L'asymétrie due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre se manifeste dans la région basilaire ; en effet, le côté gauche ne possède que deux cellules alors que le côté droit en a trois (*fig. 146*).

Feuille II.

Cette feuille à 60 micra de hauteur et a dû grandir également au moyen d'une initiale à deux pans, pour les mêmes raisons que la feuille n° 1. Ici c'est du côté droit qu'apparaît le premier noyau *i* (*fig. 147*). C'est probablement celui de l'initiale. Puis vient le noyau *n* (*fig. 147*). Tous deux sont séparés par une paroi peu nette. Le contour est presque circulaire à la mise

au point supérieure de la 1^{re} coupe (*fig.* 147); tandis qu'à la mise au point inférieure on distingue déjà nettement un côté dorsal et un ventral (*fig.* 148) et l'on voit deux autres noyaux séparés par une paroi bien nette. Cet aplatissement dorso-ventral, se manifestant dès l'extrême pointe, est un caractère de l'*Andreaea angustata* Lindberg qui la distingue de l'*Andreaea crassinervia* Bruch.

Dans cette feuille de 0^{mm},06, comme dans celle de 0^{mm},045, nous avons à la pointe une cellule bien vivante, mais le noyau de celle-ci ne se distingue nullement par sa taille et ses caractères des autres noyaux de la feuille.

Dans la 2^e coupe (*fig.* 149 et 150) nous avons un aspect très différent suivant la mise au point. D'abord un stade en éventail typique (*fig.* 149) et plus bas (*fig.* 150) l'apparition d'une nervure qui s'est produite d'une façon assez irrégulière. Nous voyons ensuite la partie de la nervure ayant atteint son maximum de différenciation (*fig.* 151 à 153) avec les 4 cellules médianes; enfin la zone de base formée d'une seule couche cellulaire. Cette partie basilaire, qui forme un peu gaine, s'est beaucoup allongée par rapport au stade précédent représenté par la feuille n° 1 (comparez la figure 146 de la base de la feuille n° 1 à la figure 155 de la base de la feuille n° 2). Il y a dans la figure 155 quatre cellules de chaque côté de la cloison médiane, au lieu de deux d'un côté et de trois de l'autre dans la figure 146. La forme en croissant de la coupe dans cette zone basilaire s'est également fortement accentuée (comparez encore la figure 155 à la figure 146). On peut constater qu'ici, comme chez *Andreaea crassinervia* Bruch, la partie basilaire engainante ne se développe qu'en dernier lieu. Comparons en effet la feuille n° 2 et la feuille n° 1. La zone de pointe formée de 1 couche de cellules se rencontre dans la 1^{re} coupe des 2 feuilles et à la mise au point supérieure de la seconde. Au contraire la zone la plus différenciée de la feuille, celle qui présente une nervure formée de 4 cellules (*fig.* 143, 144 pour la feuille n° 1 et *fig.* 151 à 153 pour la feuille n° 2), ne se voit qu'à la mise au point inférieure de la 2^e coupe et à la mise au point supérieure de la 3^e coupe pour la feuille n° 1, tandis qu'on l'aperçoit dans toute une coupe (*fig.* 151 et 152)

de la feuille n° 2, ainsi que dans la coupe suivante (*fig.* 153) à la mise au point supérieure. La zone formant gaine, située au-dessous de celle-ci, est sensiblement aussi longue dans les 2 feuilles. Elle s'est élargie seulement dans la feuille n° 2 en devenant plus engainante.

Feuille III.

Cette feuille a $1/10$ de millimètre de hauteur. Elle apparaît, dans la 1^{re} coupe où on l'aperçoit, comme une cellule de contour circulaire, mais on n'y voit pas de noyau; ceci ne veut pas dire qu'il n'existe pas, car ce doit être le noyau *l* de la figure 157 : il se voit dans une cellule, flanquée à droite et à gauche de 2 autres cellules. En abaissant la mise au point dans cette 2^e coupe on a successivement les aspects représentés par les figures 157 à 159. On se rend compte que cette feuille vue à plat devait présenter une pointe peu fine, car il y a une grande différence de largeur entre la figure 157 et la figure 159. Ce fait, joint à l'enfoncement en coin de la cellule initiale entre 2 autres cellules, montre, encore plus nettement que pour les feuilles précédentes, la croissance au moyen d'une initiale à 2 pans. Dans cette feuille, comme dans la précédente, ce n'est qu'au bas de la 2^e coupe à partir de la pointe qu'apparaît la nervure. La zone de pointe s'est donc peu divisée et nous y observons toujours le stade en éventail. Dans cette seconde coupe les noyaux cellulaires dessinés dans les figures 158 et 159 ne sont pas apparus exactement en même temps, comme cela aurait eulieu si les cellules les contenant avaient été exactement à la même hauteur, ce qui serait le cas si l'initiale de la feuille avait été à un seul pan.

Nous voyons dans cette figure 160 le côté droit avoir la prédominance sur le côté gauche, car c'est de ce côté qu'il y a le plus de cellules fondamentales et que la nervure apparaît. Dans la 3^e coupe (*fig.* 161 et 162) il se produit un phénomène inverse : c'est le côté gauche qui est le plus grand à la mise au point supérieure. L'équilibre se rétablit à la mise au point inférieure. Dans la 4^e coupe (*fig.* 163 et 164) c'est à nouveau le côté droit qui prédomine, car on voit à la mise au point supé-

rieur (*fig.* 163) 2 cellules n_1 du côté droit, ne correspondant qu'à une cellule n du côté gauche. Dans la même coupe, à une mise au point inférieure (*fig.* 164), c'est le côté gauche qui prédomine, car la nervure comprend 6 cellules de ce côté et 4 seulement du côté droit (*fig.* 164). Dans la figure 163 la formation d'une 3^e couche à la nervure s'est produite par la division d'une cellule ventrale, au lieu qu'en général c'est par la division d'une cellule dorsale (ainsi dans les figures 165 et 166) que se produit l'accroissement en épaisseur de la nervure foliaire. Ce processus ne se produit donc pas toujours d'une manière identique. Dans la 5^e coupe (*fig.* 165 et 166) on voit tout d'abord (*fig.* 165) le côté gauche prédominant, car la nervure est formée de 7 cellules de ce côté alors qu'elle en possède 4 seulement de l'autre. La figure 166 montre un rapport inverse : 6 cellules à gauche contre 7 à droite. La 6^e coupe (*fig.* 167 et 168) présente une asymétrie très nette, qui est certainement due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre, car elle se manifeste dans le contour externe : le côté droit étant long et mince tandis que le côté gauche est court et épais.

C'est dans la figure 168 que l'on constate une épaisseur de 4 cellules à la nervure (maximum pour cette feuille et pour les feuilles de cette espèce en général).

Nous remarquons par comparaison avec la feuille précédente (représentant le stade moins évolué), que la zone possédant une nervure s'est considérablement allongée. La zone de base engainante, au contraire, ne s'est guère étendue, car on ne la trouve que dans une coupe.

La figure 169 doit correspondre à la figure 154 et la figure 170 à la figure 155. En comparant ces dernières figures, on voit combien la feuille est devenue engainante à la base et que la nervure s'étend maintenant dans cette partie. Dans la figure 170, la nervure est toute entière du côté droit de la feuille.

La figure 171 montre en f_3 la base de la feuille au moment où elle est déjà soudée à la tige. Cette base présente 2 couches cellulaires dans sa lame foliaire, fait qui se rencontre dans de nombreuses Mousses au moment de leur fusion avec la tige.

La figure 171, comme la figure 172 (extraite de la coupe immé-

diatement inférieure) montrent la base des diverses feuilles de 1 à 4 (f_1 à f_4 dans les figures 171 et 172) et même l'initiale r d'une jeune ramification (fig. 171).

Feuille IV.

Je me contenterai pour cette feuille de renvoyer aux figures 173 à 189 qui montrent l'aspect de coupes transversales depuis une région proche du sommet de la feuille (fig. 173) jusqu'à la base (fig. 189). Le maximum de couches cellulaires que l'on rencontre dans cette feuille est de 4. Alors que ce maximum est réalisé à droite dans les figures 180 et 181, il l'est à gauche dans les figures 183 à 185, marquant ainsi un changement de sens dans l'asymétrie foliaire.

Les coupes vers la pointe sont elliptiques (fig. 173 à 178), puis, vers la base, elles deviennent losangiques (fig. 182 et 186). Enfin il y a une partie à face ventrale plane et à face dorsale convexe où la gaine commence à se développer. Tout à la base on trouve la nervure très aplatie de la gaine (fig. 189) qui n'a que 2 couches cellulaires tandis que la lame foliaire est très développée.

Dans les feuilles plus âgées, que je ne décrirai pas, c'est cette gaine qui se développe le plus. On peut voir dans ma note (31) parue au bulletin du Muséum, des aspects de cette partie basilaire dans une feuille adulte.

L'*Andreaea angustata* Lindberg nous a donc montré comme l'*Andreaea crassinervia* Bruch une existence éphémère de la cellule initiale et le déplacement du maximum de croissance de la pointe à la base de la feuille au cours du développement.

ÉTUDE DES BRYALES

Mnium undulatum (L.) Weis.

Je commencerai l'étude des Bryales par le *Mnium undulatum*¹ (L.) Weis:

Parmi toutes les Mousses de nos pays c'est cette espèce dont la feuille atteint de beaucoup la plus grande longueur. A l'état adulte, cet organe se présente sous la forme d'un ruban d'une largeur assez constante de 2 millimètres et dont la longueur varie généralement entre 10 et 15 millimètres. Les plus grandes dimensions sont atteintes ici, comme dans beaucoup de Mousses, par les feuilles du haut de la tige. Il va sans dire que certains échantillons peuvent posséder des feuilles beaucoup plus longues. Or j'ai pu constater que dans cette espèce, comme dans les autres Mousses, la cellule de pointe perd d'une manière très précoce les caractères cytologiques d'une initiale. C'est ainsi que dans un échantillon, dont j'ai reconstitué les feuilles embryonnaires au moyen de plastiline, j'ai constaté que les cellules terminales de feuilles d'une longueur comprise entre 3/10 et 4/10 de millimètre possédaient un contenu très vacuolaire. Les noyaux d'un faible volume et le peu de plasma qui restait autour fixaient si fortement et uniformément les matières colorantes que j'ai cru longtemps avoir affaire à des stades de dégénérescence nucléaire. C'est seulement lorsque

1. Mon matériel a été récolté le 2 juillet 1917 sur une pelouse du jardin botanique de l'Université de Berne (Suisse). Il a été mis de suite dans le fixateur de Flemming. J'ai coloré les préparations avec le mélange fuschine-vert d'iode, le bleu de méthyle et le congocorinthe.

j'eus constaté que les cellules terminales des feuilles, ayant une douzaine de millimètres de longueur, possédaient encore de la chlorophylle (ce qui rendait fort improbable une dégénérescence si précoce des noyaux), que je repris mes préparations et constatai effectivement l'existence de petits noyaux. D'ailleurs la cellule terminale s'allonge énormément et épaissit beaucoup ses parois après le stade de 4/10 de millimètre.

Je n'étudierai pas la croissance intercalaire qui amène la feuille du *Mnium undulatum* (L.) Weis à son état définitif, car ceci ne nous apprendrait que des détails d'un caractère purement spécifique. Or ce sont les grandes lignes du développement de la feuille des Mousses en général que je me suis proposé d'étudier dans ce travail.

La planche photographique II représente de I à XIII la série des feuilles, depuis la plus jeune, qui entourait le point végétatif d'une tige de *Mnium undulatum* (L.) Weis. Ces feuilles sont vues du côté ventral. Les modèles ayant été faits en plastiline, matière très malléable, peut-être un peu rétractile à la dessiccation, et maintes fois transportés et manipulés, ont pu être quelque peu déformés. La pointe de toute la feuille XII fait défaut car je n'ai pu en trouver les coupes dans ma préparation. Il est également probable que la feuille XIII et la feuille IX devaient posséder une pointe plus fine qu'elle n'est figurée. Les feuilles de cette espèce ont en effet, à l'état adulte, des pointes très fines, car la cellule terminale s'allonge énormément.

Malgré les nombreuses causes qui ont pu en modifier l'exactitude, ces modèles sont très utiles pour permettre de se rendre compte d'un coup d'œil des transformations amenant une feuille de Mousses, de l'état de petit monticule informe creusé seulement d'une menue cavité indiquant sa face ventrale (voir I, Planche photographique II), jusqu'à un stade (voir XIII, Planche photographique II) où l'on reconnaît parfaitement la feuille.

On remarquera tout d'abord que la nervure foliaire n'est pas le produit d'un épaississement tardif suivant la trace du plan de symétrie, comme on pourrait le croire. C'est au contraire la nervure qui semble apparaître tout d'abord

et la lame foliaire ne se développer que plus tard, naissant sous forme de petites ailes à la base de la nervure (voir spécialement VII, Planche photographique II). En réalité nervure et lame foliaire progressent simultanément, mais cette dernière garde un développement très réduit pendant les premiers stades de l'embryogenèse foliaire.

Pour bien faire voir l'épaisseur considérable prise par la nervure à des stades très primitifs, j'ai fait photographier les reconstitutions des feuilles VI, IX et XI de façon qu'on aperçoive leur coupe transversale au niveau où elles s'insèrent sur la tige (voir figures VI *bis*, IX *bis* et XI *bis*). La figure XI *bis*, qui représente une feuille déjà très reconnaissable, ne présente encore qu'une lame foliaire réduite. La feuille XIII montre déjà un peu la forme de la feuille adulte, car toute sa partie inférieure (située entre la base et la ligne *xx*) présente des bords sensiblement parallèles.

Pour comprendre le développement de la feuille, non plus dans sa forme extérieure, mais dans l'évolution de ses éléments anatomiques, je prie le lecteur de bien vouloir se reporter à ma figure 190. Cette coupe, qui passe par l'initiale d'une tige de *Mnium undulatum* (L.) Weis, coupée après avoir été incluse à la paraffine est entourée de ses feuilles. ce qui a l'avantage de montrer la manière dont celles-ci se recouvrent l'une l'autre et la valeur de leur angle d'écart. On remarquera l'aspect nettement triangulaire de la coupe de l'initiale I de la tige. Son noyau se distingue immédiatement de tous ceux de cette coupe par la grosseur de sa masse chromatique, fortement supérieure à celle du noyau de la dernière cellule détachée par lui, et ébauche d'un segment foliaire. La masse chromatique du noyau de l'initiale de la tige a une forme elliptique (grand axe 4^μ, petit axe 3^μ) ainsi que le noyau entier (grand axe 4^μ, petit axe 6^μ). F₂, F₃, F₄, F₅ et F₆ ne sont que les coupes transversales dans les très jeunes segments ou la partie basilaire, enfoncée dans la tige, des jeunes feuilles. Ce n'est qu'à partir de F₇ que nous avons des coupes dans des feuilles proprement dites et même F₈ n'est encore qu'une coupe dans la partie basilaire d'une feuille. Les cloisons dans F₁₁ sont plus ou moins déchirées. Je ne parlerai pas de cette

feuille. Dans toutes les autres coupes j'ai fait remplir de gris les cellules eurycystes. J'ai renforcé les traits indiquant les cloisons que je considère comme les premières apparues dans la nervure (limitant les cellules fondamentales ou Grundzellen de Lorentz et les eurycystes). J'ai renforcé également les traits des cloisons périclines limitant dorsalement les groupes de sténocystes.

Je vais tout d'abord parler du développement des lames foliaires.

En examinant les coupes de celles-ci (*fig.* 190) on constate qu'il n'y a pas de zone de multiplication exclusive, mais que les cellules se divisent dans toute l'étendue de la lame foliaire. Il y a pourtant une prolifération plus active en 2 endroits, comme nous le verrons plus loin (J'ai déjà dit à propos des Andréales comment on reconnaît qu'une cellule vient de se diviser. J'ajouterai seulement ceci : il peut arriver que la cloison de séparation entre les 2 noyaux-filles ne soit pas encore complète, ainsi l'une des cloisons *c* dans la lame foliaire de droite de la feuille F_{14} .) On voit ici également d'une façon très nette que les très jeunes cloisons ne marquent pas leur insertion par un sillon sur la surface externe. Ainsi la jeune paroi *c*, qui sépare les 2 cellules *a* et *b* de la lame foliaire de droite de la feuille F_{18} , ne traduit son insertion sur les faces dorsale et ventrale de la lame foliaire par aucun sillon ; alors que la cloison *f*, qui sépare les 2 cellules *d* et *e*, produit un sillon *g* sur la face ventrale et un sillon *h* sur la face dorsale de la feuille. En effet toute cellule a tendance à prendre une forme sphérique (Les Allemands ont même inventé le terme de « Abrundungsbestreben » pour désigner ce fait très général.) On sait que tous les êtres unicellulaires ont une forme sensiblement sphérique et c'est uniquement par suite de l'association des cellules en tissus que la forme polygonale est apparue comme conséquence de la pression réciproque des cellules les unes sur les autres. Lors donc qu'une cellule présente une surface libre elle prend presque toujours une forme bombée vers l'extérieur (voir par exemple *d* et *e*).

Nous pouvons constater ici, comme nous l'avons déjà fait en examinant les reconstitutions en plastiline, que la lame foliaire

ne présente au début qu'un faible développement. C'est ainsi que dans F_{12} les cellules qui constituent les lamès foliaires sont assez grandes et que l'on ne voit pas trace de division cellulaire récente, alors que dans F_{18} les jeunes cellules sont nombreuses. Dans F_{13} les cellules du milieu des lames foliaires se sont seules divisées récemment : à gauche 4 cellules viennent de se diviser donnant 8 jeunes cellules et à droite il y a 4 jeunes cellules. Dans la feuille F_{15} les divisions paraissent avoir été plus actives, non plus au milieu pour la lame foliaire de droite, mais de chaque côté de ce milieu marqué par la cellule d (dans F_{14}). On voit en effet trois jeunes cloisons c , à gauche de la cellule d , donnant 6 jeunes cellules, alors qu'il n'y a qu'une seule cloison e à droite de cette cellule d . La lame foliaire de gauche de cette feuille F_{14} montre un fait du même genre : la cellule d' ne s'est pas divisée, alors qu'il y a du côté de la nervure 2 jeunes cloisons c' et du côté de la marge une jeune cloison e' . Dans F_{15} la lame foliaire gauche présente le même fait. (Il y a de jeunes cloisons c et e de chaque côté des cellules centrales d .) Du côté droit il n'y a eu de multiplication que contre la nervure (voir les deux jeunes cloisons c'). Dans la feuille F_{16} on ne voit guère de jeunes cloisons que tout contre la marge de la lame foliaire de droite. Dans F_{17} c'est encore vers la marge et la nervure que se trouvent les divisions récentes (voir c , e , c' , e' dans F_{17}). Il en est de même pour F_{18} (voir les cloisons e' , d' , e et i).

Nous constatons donc, en résumé, que la lame foliaire s'accroît principalement par division des cellules situées tout contre la nervure et tout près de la marge.

Les bords de la feuille se différencient d'une façon précoce en marge foliaire. Les cellules qui formeront cette marge se remarquent dès les très jeunes stades par leurs grandes dimensions (voir par exemple m dans F_{10}). Leur noyau cellulaire prend un accroissement en rapport avec la dimension de la cellule, mais la masse chromatique reste petite, ce qui indique la cessation de toute cinèse. Bientôt le contenu de ces cellules marginales devient extrêmement vacuolaire et leurs noyaux fixent presque uniformément les matières colorantes ainsi que le plasma avoisinant; ce qui m'a fait croire longtemps, comme

pour la cellule initiale, à des formes de dégénérescence du noyau. Ces cellules, à l'état adulte, ont encore en général leur contenu chlorophyllien et certaines d'entre elles s'allongent en dents, ce qui montre qu'elles ne sont pas mortes. Mais elles ne se divisent plus et s'agrandissent démesurément pour suivre l'accroissement des cellules du reste du limbe. Les cellules de marge arrivent ainsi à être une dizaine de fois plus longues que les cellules du parenchyme foliaire avoisinant et leurs parois longitudinales atteignent à la fin 2 fois l'épaisseur de celles des cellules à peu près isodiamétriques du reste de la lame foliaire.

La marge est formée de 4 à 5 rangées de cellules. Celles-ci, comme on le voit par la figure 190, sont bien plus épaisses que le reste de la lame foliaire et forment un bourrelet saillant.

L'asymétrie foliaire due au recouvrement des feuilles l'une par l'autre se constate assez bien dans la lame foliaire de cette espèce, alors que pour la nervure elle est presque insensible (voir *fig.* 190). C'est la partie droite de la lame foliaire qui a généralement la plus grande longueur et le plus grand nombre de cellules: ainsi dans la feuille F_{18} il y a 26 cellules à droite contre 23 à gauche. Pourtant de ce dernier côté les cloisons *d'* toutes récentes tendaient à rétablir l'équilibre. Dans la feuille F_{17} il y a 23 cellules à droite contre 19 à gauche, dans F_{16} il y en a 18 à droite contre 14 à gauche, dans F_{12} 7 à droite contre 6 à gauche et dans toutes ces feuilles le côté droit est plus long que le gauche. Mais dans certains cas, comme dans la feuille F_{14} , il y a à peu près égalité. Quelquefois c'est le côté gauche qui est nettement le plus grand et qui compte le plus grand nombre de cellules: ainsi F_{15} a 15 cellules à gauche contre 12 à droite et le côté gauche est un peu plus long. La feuille F_{13} est encore plus nette en ce sens, car son côté gauche possède 12 cellules alors qu'à droite il n'y en a que 7. Nous voyons que la feuille F_{10} libère son côté droit le premier tandis que pour la feuille F_9 c'est le côté gauche qui adhère à la tige en dernier lieu. Ces perturbations dans le recouvrement des feuilles l'une par l'autre sont peut-être dues à la sortie du rameau latéral R dans la base de la feuille F_8 . En résumé, nous constatons donc que c'est le côté

droit de la lame foliaire qui est généralement le plus développé.

Pour faire comprendre le développement de la nervure j'aurai recours à un certain nombre de schémas. La figure 191 est le schéma du premier stade de développement tel qu'on le rencontre chez toutes les Mousses : c'est le stade en éventail. J'ai indiqué par des traits renforcés la cloison médiane de la feuille et les cloisons qui limitent la nervure à droite et à gauche. Je suppose que celle-ci est formée de 8 cellules fondamentales : 4 à droite et 4 à gauche. Je les ai indiquées sur mon schéma (*fig. 191*) par des chiffres romains. La nervure ira en s'épaississant de plus en plus et sa coupe, qui avait l'aspect d'un croissant (*fig. 191*), ressemblera ensuite à une lentille plan convexe (*fig. 192*) et finalement à une lentille biconvexe. Les premières cloisons qui apparaissent après le stade en éventail sont périclines. Elles divisent chacune des cellules fondamentales en une moitié dorsale et une ventrale. Ce processus débute naturellement à l'endroit le plus épais de la nervure, c'est-à-dire dans les cellules fondamentales I. Il se produit à peu près symétriquement. Dans mon 2^e schéma (*fig. 192*) je représente 4 cellules fondamentales ainsi divisées. Les parties ventrales et dorsales délimitées de la sorte se divisent bientôt à leur tour chacune en deux par une cloison péricline. La figure 193 indique ces 3 séries de cloisons périclines dans les cellules fondamentales I et II. J'ai marqué la première série de cloisons périclines dans toute la nervure. J'ai indiqué par du grisé les 2 cellules-mères qui donneront naissance ultérieurement par leurs divisions au groupe des sténocystes. On voit que ces 2 cellules-mères sont des cellules dorsales dont l'origine est très précoce; puisqu'elles proviennent de la 1^{re} division de la partie dorsale des 2 cellules fondamentales médianes. Les eurycystes apparaissent vers la même époque du côté ventral. Dans les 3 ou 4 cellules fondamentales de chaque côté du plan médian ces eurycystes se dédoublent en général par une cloison péricline et donnent ainsi 2 couches d'eurycystes. Toutes les cellules situées ventralement par rapport aux eurycystes sont l'origine des cellules ventrales et toutes celles qui sont situées dorsalement par rapport à elles sont des cellules dorsales. La première cloison

qui apparaît ensuite dans les cellules dorsales, dans les ventrales, comme dans les eurycystes et les sténocystes est en général une cloison péricline. J'ai indiqué par des lignes en pointillé quelques-unes de ces cloisons. Il se produit ensuite dans chacune, sauf dans les eurycystes, des cloisons anticlines. Les cellules ainsi délimitées se divisent encore quelquefois par des cloisons périclines. Les cellules marquées A dans mon schéma 3 (*fig.* 193) et qui sont les homologues des cellules-mères de sténocystes restent longtemps indivises. Le développement que je viens de décrire s'applique aux cellules fondamentales situées vers le centre de la nervure. Celles qui se trouvent au contraire près du point d'attache des lames foliaires présentent un développement bien moins complet, d'un type aberrant et variable.

Je prie maintenant le lecteur de se reporter à la figure 190 où il verra des coupes réelles de nervures dans lesquelles j'ai marqué d'un trait renforcé les cloisons que je crois correspondre aux limites des cellules fondamentales. J'ai indiqué également par un trait de force les limites des massifs d'eurycystes et de sténocystes. Les eurycystes sont marqués en grisé. J'ai indiqué les noyaux cellulaires, ce qui donnera une idée de leurs dimensions par rapport à celles des cellules qui les contiennent. Dans les marges des feuilles j'ai figuré souvent les noyaux tels que je les voyais, c'est-à-dire par une simple granulation. En réalité on pourrait y retrouver une structure normale mais, comme je l'ai déjà dit, ces noyaux et le plasma qui les entoure directement fixent à peu près uniformément la matière colorante et on ne distingue que difficilement leur structure.

On sera certainement frappé de n'apercevoir qu'une seule division cellulaire (voir feuille F₁₀) et encore à un stade très avancé, alors qu'il y a un nombre considérable de cellules figurées. Ceci paraîtra d'autant plus singulier que la coupe est pratiquée dans la région basilaire de très jeunes feuilles, ce qui est le lieu de leurs plus actives divisions. Ceci doit être dû à l'époque et surtout à l'heure de la fixation. Les Mousses atteignent en effet leur maximum de vie végétative dans les saisons humides : en automne et surtout au premier printemps. Or, c'est le 2 juillet,

dans la matinée, que mon matériel a été fixé. Il est probable que les divisions cellulaires se produisent la nuit ou très tôt le matin, car les seules que j'ai pu observer touchaient à leur fin.

On voit comme toujours autour des points végétatifs des poils muqueux entre les très jeunes feuilles (voir P, *fig.* 190). Mais ceux-ci dégénèrent bientôt (voir L, *fig.* 190).

Je vais montrer maintenant la justesse de ma description schématique du développement en étudiant des coupes de feuilles d'âges très différents.

La feuille F_7 présente un développement très aberrant, car ici l'eurycyste de gauche semble bien avoir une origine dorsale et les 2 cellules situées dorsalement par rapport aux eurycystes se sont divisées tout d'abord par une cloison anticline au lieu d'une péricline, comme dans le cas ordinaire. La feuille F_9 au contraire présente un développement typique. On voit 4 eurycystes. Les 2 cellules-mères primordiales des sténocystes se sont divisées chacune par une cloison péricline. Enfin, parmi les cellules dérivant de la 1^{re} cellule fondamentale de droite, la cellule située ventralement par rapport à l'eurycyste s'est divisée en deux par une cloison péricline, formant ainsi l'ébauche d'une 2^e couche de cellules ventrales. La cellule interne est une cellule intercalaire ventrale *i*. Il n'y a ici qu'une irrégularité : c'est que la cloison anticline qui limite à droite le 2^e eurycyste de droite ne se continue pas jusqu'à la face ventrale. Dans la coupe de la feuille F_{10} nous trouvons une complication anatomique beaucoup plus grande : 3 eurycystes se sont dédoublés par une cloison péricline. En ce qui concerne les sténocystes, nous constatons l'apparition d'une 1^{re} cloison anticline, qui vient subdiviser la plus dorsale des 2 cellules provenant de la division, au moyen d'une cloison péricline, de la cellule-mère primordiale de droite du groupe de sténocystes. La première cloison qui se forme dans chaque cellule située dorsalement par rapport à un eurycyste est péricline, comme je l'ai décrit dans mes schémas. La cellule dorsale primitive provenant de la cellule fondamentale II de droite a même donné 4 cellules, car après la cloison péricline qui l'a d'abord divisée il est apparu dans chaque cellule-fille ainsi

formée une cloison anticline. Dans les cellules ventrales il s'est produit d'abord des cloisons anticlines, ce qui n'est pas le cas le plus fréquent. Enfin je signalerai dans cette feuille F_{10} la présence d'une division cellulaire parvenue au dernier stade de sa télophase : les noyaux-filles sont déjà reconstitués, mais le fuseau achromatique se voit encore nettement et la nouvelle membrane cellulaire n'existe encore que sous forme de dermatosomes dans le fuseau. Les 2 cellules qui proviendront de cette division seront : l'une un eurycyste et l'autre une cellule ventrale. Nous voyons donc ici nettement que les eurycystes ont une origine ventrale.

Je ne continuerai pas à décrire ainsi toutes les coupes de feuilles, car nous ne trouverions que des détails sans intérêt général. Je me contenterai de faire remarquer (ce qui a déjà été signalé dans mes schémas) qu'à des stades très avancés, comme celui représenté en F_{16} , les cellules homologues des cellules-mères primordiales des eurycystes ne se sont pas encore divisées dans plusieurs cas (voir les cellules A dans F_{16} qui sont homologues des cellules A de mon schéma, *fig.* 193). D'un côté de la feuille, le développement des tissus peut être assez en retard : ainsi dans F_{17} le groupe de sténocystes ne comprend que 5 cellules à droite contre 15 cellules à gauche du plan de symétrie. Pour les cellules dorsales il en est de même : c'est ainsi qu'il y a 6 cellules dorsales provenant de la cellule primordiale I de droite, contre 9 provenant de la cellule primordiale de même rang à gauche.

Pour compléter ma description je prie le lecteur de regarder la figure 194. Elle représente une coupe faite dans la tige dont l'initiale occupe le centre de la figure 193, mais elle a été pratiquée 60 micra plus bas. Cette figure permet de se rendre compte de la structure de la jeune tige, dont on voit nettement le cylindre central, et surtout de la manière dont les feuilles se recouvrent l'une l'autre et se soudent à la tige. C'est ainsi que la feuille F_{12} fait déjà complètement partie de la tige et n'est plus reconnaissable qu'à son faisceau de 6 sténocystes ; ceux-ci sont passés au grisé, ainsi que les sténocystes de la feuille F_{14} , qui est moins soudée à la tige et dont on reconnaît encore assez bien les eurycystes ainsi

que le bord de la lame foliaire gauche B. On constate ici le fait général : qu'à la base de toutes les feuilles les éléments cellulaires sont bien plus grands et les parois anticlines plus nettement perpendiculaires à la surface extérieure du côté ventral que du côté dorsal (Remarquez surtout les feuilles F₁₇ et F₁₈). On voit d'ailleurs souvent vers la base des feuilles des couches de cellules ventrales très régulièrement disposées. Cette structure est probablement due à l'effet de la pression de la feuille contre la tige.

On remarque encore dans cette figure 194 la sortie de la tige de rameaux latéraux qui ne naissent pas, comme chez les Phanérogames, à l'aisselle des feuilles, mais en dessous de celles-ci (d'après les travaux de Leitgeb). C'est ainsi que le rameau R, situé à l'insertion sur la tige de la feuille F₁₆ (*fig.* 194), n'appartient pas au même segment que celle-ci, mais à celui d'une feuille située au-dessus de cette coupe. Les noyaux cellulaires que l'on aperçoit sur cette coupe marqués par une simple tache noire ne sont pas forcément des noyaux dégénérés, mais des noyaux chez lesquels la masse chromatique se colore de même que le caryoplasme.

Je crois être le premier à avoir étudié le développement de la feuille de ce *Mnium* Dill. Au point de vue anatomique, Lorentz (11) (pages 427 et 428) considère qu'il y a 2 couches d'eurycytes. Il indique que la marge foliaire est formée d'une couche de cellules épaissies. L'abbé Morin dans sa thèse figure au contraire une coupe de marge de cette plante où l'on voit jusqu'à 4 couches cellulaires (voir planche 17, figure 9 de sa thèse). Il doit y avoir confusion avec l'*Atrichum undulatum* P. Beauv.. Cet auteur signale aussi les 2 couches d'eurycytes. Il cite l'épithète de « *pulchrae gentis pulcherimum* » appliquée à cette mousse et dit qu'elle le mérite bien au point de vue anatomique.

Étude du *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig.

Le développement de la feuille du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. a été étudié par Nägeli en 1855 [voir (7) pages 84 et 85]. Selon cet auteur la feuille se développerait,

comme celle des autres Mousses, par des divisions de la cellule initiale et des cellules marginales. Les cellules internes continueraient à se diviser et ce seraient d'abord les cellules de la base qui cesseraient leur multiplication et s'allongeraient en transformant leur contenu et leurs parois. La formation des cellules progresserait alors de la base à la pointe et de la ligne médiane vers les deux bords. La croissance en épaisseur dans la nervure médiane et les marges (ce qu'il appelle les nervures marginales) se produirait de bonne heure: elle commencerait à la base et se continuerait vers le haut, de telle sorte que les nervures seraient formées déjà de nombreuses couches à la base alors que vers la pointe elles n'en posséderaient qu'une seule. D'après cette description il semble qu'il considère la nervure et les marges comme des épaississements de la lame foliaire, qui en est d'abord dépourvue. En réalité, comme dans toutes les Mousses, le développement est simultané et la nervure apparaît dans des stades très jeunes. D'après Nägeli la croissance en épaisseur de la nervure serait terminée, dans chaque région de la feuille, avant celle de la lame foliaire. Il reconnaît néanmoins que la formation des cellules s'éteint plus tôt dans l'extrême pointe et les marges que dans les portions du parenchyme foliaire situées dans le voisinage. Les dernières cellules qui se diviseraient, selon lui, seraient les 3 ou 4 cellules du parenchyme situées à droite et à gauche, à l'intérieur de la marge, tout contre la pointe. Il base cette description sur des mesures: dans une feuille ayant 1^{mm},6 de longueur et 0^{mm},8 de largeur les cellules de parenchyme de la base auraient une grandeur moyenne de 45 micromillimètres et des parois d'une épaisseur de 1,3 micromillimètre. Le contenu et la forme des cellules seraient déjà les mêmes que dans la feuille développée et l'on verrait entre elles de petits espaces intercellulaires. Ceci prouverait que la croissance serait depuis longtemps achevée en cet endroit. Les cellules situées à la pointe auraient au contraire une forme losangique, elles seraient placées suivant des rangées se croisant et présenteraient un contenu différencié et des parois d'une épaisseur si faible qu'on ne pourrait la mesurer. Elles seraient encore en état de division et leur diamètre,

peu constant, aurait de 10 à 14 micromillimètres. Dans une feuille de 2^{mm},3 de longueur et de 1^{mm},1 de largeur les cellules du parenchyme de la base auraient 60 micromillimètres de longueur et des parois de 1,8 micromillimètre d'épaisseur, tandis que les cellules du sommet auraient 18 micromillimètres, une forme losangique, des parois très minces sans espaces intercellulaires ; quelques-unes seulement, parmi les plus externes, se diviseraient encore. Une feuille de 3^{mm},4 de longueur et de 1^{mm},8 de largeur posséderait à la base des cellules complètement développées de 70 micromillimètres de longueur avec des parois de 4,5 micromillimètres d'épaisseur ; les cellules du sommet auraient 27 micromillimètres de grandeur et 0,9 micromillimètres d'épaisseur de parois, une forme polyédrique et pas d'espaces intercellulaires nets. La formation des cellules y serait achevée, mais dans 3 ou 4 cellules tout près du sommet on aurait encore reconnu la formation récente d'une cloison. Enfin dans une feuille développée, de 4 millimètres de longueur et de 2^{mm},3 de largeur, les cellules de la base auraient 70 micromillimètres de long, leurs parois 5,4 micromillimètres d'épaisseur ; les cellules du sommet 40 micromillimètres et leurs parois 3 micromillimètres d'épaisseur.

Nägeli, comme nous l'avons vu, était le défenseur systématique de la théorie selon laquelle une feuille de Mousse pousserait uniquement par sa pointe. Or il se trouve que le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. lui donne justement raison en partie. Ceci est dû à la forme toute particulière qu'affecte la feuille de cette plante. La grande majorité des Mousses possède en effet des feuilles terminées par une pointe fine qui se différencie rapidement, épaissit ses parois cellulaires et se dessèche, tandis que la base foliaire, protégée par les bases des autres feuilles, continue souvent son développement pendant longtemps. Le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. au contraire possède des feuilles arrondies (*fig.* 195). Il n'y a que quelques espèces voisines telles que le *Mnium subglobosum* Br. Eur. et le *Mnium affine* Bland. qui aient des feuilles de cette forme, ainsi que quelques espèces arctiques de *Bryum* Dill. et des *Hygrohypnum* Lindb.. Pour réaliser une semblable

forme on comprend qu'une croissance intercalaire intense soit nécessaire.

Lorsqu'on regarde une feuille adulte on ne voit pas, comme dans les autres Mousses, la pointe de la feuille formée par une cellule qui fut jadis l'initiale. Ici la fine pointe qui se dresse sur le contour arrondi de la feuille est formée par la juxtaposition de 4 cellules (voir *fig.* 195). La figure 195 représente une feuille de 3^{mm},6 de longueur et de 2^{mm},5 de largeur. Cette feuille était adulte. Dans les montagnes on rencontre souvent dans les ruisseaux une forme appelée « elatum » par Schimper, dont les feuilles sont énormes et dépassent bien ces dimensions.

Si l'on examine des feuilles beaucoup plus jeunes, telle que celle dont la figure 197 représente la pointe, on ne voit pas non plus de cellule initiale. Et pourtant cette feuille qui n'a que 0^{mm},46 de longueur et 0^{mm},28 de largeur est bien loin d'avoir atteint sa différenciation définitive, car les cellules de marge (*fig.* 197) ont une forme losangique et leur longueur de 15 micra est sensiblement égale à leur largeur; tandis que dans la feuille adulte (*fig.* 195) une cellule de marge a une longueur voisine de 200 micra et une largeur 10 fois moindre. Une feuille de 0^{mm},8 de long ne m'a pas montré non plus trace d'initiale. J'ai enfin trouvé une cellule initiale sous forme d'un triangle équilatéral de 8 micra de côté dans une feuille de 1/40 de millimètre de longueur, dont la figure 196 montre la pointe.

Le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. possède donc bien au début une initiale à 2 pans de forme normale, mais qui disparaît de très bonne heure pour faire place à une croissance intercalaire. Contrairement à l'opinion de Nägeli, cet exemple est donc excellent pour montrer la disparition précoce de la croissance au moyen d'une initiale, puisque celle-ci perd non seulement son activité fonctionnelle de très bonne heure, mais même sa forme d'initiale.

On connaît un certain nombre de cas où l'initiale à 2 pans n'existe pas ou disparaît d'une façon précoce chez les Mousses et c'est toujours dans des feuilles arrondies comme celle du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. ou en forme de bande.

C'est ainsi que d'après Goebel (32) les minuscules feuilles

en forme de disque et dépourvues de chlorophylle du *Buxbaumia* Haller ne présenteraient jamais d'initiale.

On trouve la description d'un certain nombre d'autres cas dans le travail de Jongmans (33) sur les Mousses productrices de propagules. Pour les feuilles protonématiques de l'*Ædipodium Griffithianum* (Dicks.) Schwägr. l'initiale à 2 pans disparaît, en se segmentant irrégulièrement, d'une façon plus ou moins précoce. Cette transformation se produit plus tôt chez les exemplaires poussant vigoureusement. Il lui succède une croissance marginale, comme chez les Fougères. Les feuilles protonématiques seraient en forme de bandes. Les premières feuilles des jeunes bourgeons de l'*Ædipodium* Schwägr. perdraient également de très bonne heure leur croissance apicale. Dans les feuilles ordinaires, l'initiale disparaîtrait aussi bientôt par divisions irrégulières et l'on n'aurait plus ensuite qu'une croissance marginale.

Parmi les Splachnacées l'*Ædipodium* Schwägr. ne serait pas seul à présenter un semblable cas. C'est ainsi que chez le *Tayloria Dubyi* (Duby) Brotherus, de la Patagonie, les feuilles pousseraient assez longtemps au moyen d'une initiale ; mais celle-ci se diviserait à un certain moment d'une façon irrégulière et une croissance uniquement marginale lui succéderait. La figure 6 de la page 79 de ce travail montre la pointe d'une feuille de cette espèce où il n'y a plus trace d'initiale.

Chez le *Splachnobryum aquaticum* C. M., forme aquatique du pays des Somalis (page 80 et figure 7 de son travail), la croissance apicale disparaît dès le très jeune âge.

Dans les feuilles protonématiques d'*Ædipodium* Schwägr. provenant de propagules, la cellule initiale cesserait également très tôt de fonctionner en se cloisonnant irrégulièrement. Jongmans décrit et figure (*loc. cit.*, pages 131 et 132) le développement des feuilles involucales des propagules du *Georgia pellucida* (L.) Rabenh.. Elles ne présenteraient d'initiale qu'à des stades très jeunes du développement. Leur initiale à 2 pans disparaîtrait par la production d'une cloison perpendiculaire au sens de la longueur de la feuille. Puis une cloison longitudinale se produirait dans la cellule supérieure et une transversale dans la cellule inférieure. A l'état adulte, ces

feuilles sont en forme de cœur et la place qu'occupait l'initiale se trouve au fond d'une dépression du contour externe.

Les feuilles protonématiques du *Georgia* Ehrh. pousseraient d'abord par une initiale à un pan, puis par une initiale à 2 pans qui cesserait de fonctionner plus ou moins tôt alors que la croissance marginale persisterait.

On voit donc, par tous ces exemples, que le cas du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. n'est pas isolé.

Ce qui frappe tout d'abord, dans la description du développement de la feuille du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. faite par Nägeli, c'est que la plus jeune feuille dont il donne les mesures ait 1^{mm},6 de longueur. C'était par conséquent une feuille ayant déjà atteint un développement très notable. Nägeli ne semble donc pas s'être occupé des premiers stades, qui sont de beaucoup les plus intéressants dans une embryogenèse quelconque, car c'est là que l'on reconnaît les grandes lignes du développement d'un groupe, alors que les stades ultérieurs montrent simplement des particularités propres à une espèce. J'ai étudié, comme je l'ai déjà dit plus haut, des stades beaucoup plus jeunes. La feuille la plus petite que j'ai observée avait 1/40 de millimètre de longueur et 1/50 de largeur. Sa forme était ovale et rappelait déjà beaucoup celle d'une feuille adulte. La figure 196, qui représente la pointe de cette feuille munie d'une cellule initiale équilatérale de 8 micra de côté, montre bien le début de l'évolution des segments. J'ai indiqué ceux-ci par des chiffres romains et marqué leurs contours par un trait renforcé.

La première cloison que nous voyons apparaître dans un segment détaché par l'initiale est une cloison péricline *p* (dans le segment II, *fig.* 196). Le segment III possède 2 cloisons périclines. La plus nouvellement formée doit être la plus externe. Le segment IV nous montre l'apparition d'une nouvelle cloison péricline, qui vient diviser la cellule correspondant à la plus interne des cellules des segments précédents. Il est apparu 2 cloisons anticlines *a* dans les 2 cellules externes. Nous voyons donc que les cloisons anticlines, comme les périclines, apparaissent en premier lieu sur le bord de la feuille et progressent vers le centre. Mais bientôt les cellules

situées sur la ligne médiane de la feuille ralentissent leurs divisions et s'allongent seulement pour suivre l'accroissement des cellules plus périphériques. Elles donneront la nervure dont la cellule n du segment VI forme une première ébauche. Cette jeune feuille ne présente donc, en fait de différenciation qu'un début de nervure. Dans une feuille de $0^{\text{mm}},18$ de longueur et de $0^{\text{mm}},11$ de largeur on ne distinguait déjà plus du tout l'initiale de la feuille. Tout le pourtour de celle-ci était formé de cellules beaucoup plus grandes que les cellules internes et dont les parois anticlines étaient encore bien perpendiculaires au contour externe. Leurs dimensions étaient de 14 micra dans la direction perpendiculaire au contour de la feuille et de 7 à 17 micra dans l'autre direction, alors que les cellules immédiatement sous-jacentes, de forme carrée ou un peu rectangulaire, n'avaient guère plus de 7 micra de côté. La marge foliaire et l'initiale qui se confond avec elle, ne jouent donc certainement plus de rôle dans la croissance de la feuille dès ce très jeune stade. Je signalerai également que la base de la feuille s'est légèrement effilée.

Ce fait se constate encore mieux au stade suivant, dans une feuille de $0^{\text{mm}},46$ de longueur et de $0^{\text{mm}},28$ de largeur, dont la figure 197 représente la pointe. Ici les cellules de la marge n'ont plus leurs parois anticlines exactement perpendiculaires au contour externe, mais elles s'éloignent de plus en plus de cette position à mesure que la distance qui les sépare du sommet de la feuille augmente. On reconnaît nettement la nature méristématique du tissu sous-jacent aux nombreux cloisonnements récents tels que *c* (*fig.* 197). Toutes les parois cellulaires n'ont encore qu'une épaisseur voisine du micron. Les cellules de marge ont environ 15 micra de côté et celles de l'intérieur 7 micra. On voit donc que leurs dimensions ont sensiblement augmenté depuis le stade précédent, surtout en ce qui concerne la largeur des cellules marginales qui, au lieu de former palissade le long du bord de la feuille, (leur plus grande dimension étant perpendiculaire au contour externe) sont maintenant sensiblement équilatérales, plus régulières et de forme losangique. Les cellules qui composent la nervure

ont une dizaine de micra de largeur et une longueur 4 fois plus grande.

Dans une feuille de 1^{mm},6 de long les cellules du parenchyme avaient à peu près : vers la pointe 27 μ de long sur 18 de large, au milieu près de la nervure 46 μ de long sur 18 μ de large, enfin à la base jusqu'à 50 μ de long et 30 μ de large.

Dans une feuille de plus de 2 millimètres de long et de 1^{mm},25 environ de large, les parois des cellules marginales n'avaient encore guère qu'un micron d'épaisseur, mais ces cellules étaient déjà nettement allongées parallèlement au bord de la feuille (4 fois plus longues que larges). J'ai constaté aussi d'une façon très nette, dans cette feuille, que le parenchyme de la pointe foliaire était formé de petites cellules, ainsi que le parenchyme situé le long des nervures. Je pense donc, comme Nägeli, que les dernières cellules formées sont en effet situées vers la pointe de la feuille. Les cellules de la base étaient au contraire déjà grandes et avaient dû cesser leurs divisions depuis longtemps.

La figure 195 montre une feuille encore plus âgée ayant 3^{mm},6 de long et 2^{mm},5 de large. On se rend très bien compte que le centre et la base de cette feuille, ainsi que les marges, ont cessé depuis longtemps leurs divisions. Je vais indiquer quelques mesures de cellules et de membranes pour une feuille de 5^{mm},5 de long et de 4 millimètres de large. Juste au dessous de la pointe, là où Nägeli décrit les dernières divisions cellulaires, j'ai remarqué les plus petites cellules. J'en ai mesuré une de 11 μ sur 14 μ ; une autre avait 37 μ sur 18. Leur forme est souvent pentagonale. Vers le milieu de la feuille, près de la nervure, les cellules atteignent leurs dimensions maxima. Elles sont régulièrement pentagonales ayant 111 μ soit plus de 1/10 de millimètre de longueur, et moitié moins de largeur. Ce sont ces énormes cellules qui firent donner à ce *Mnium* le nom de *punctatum* (L. Schreb.) Hedw. par les anciens auteurs, car ceux-ci, qui ne se servaient guère que de la loupe, apercevaient ces cellules sous forme de petits points. Vers la base de la feuille les cellules à contour plutôt rectangulaire ont en moyenne 83 μ de long sur 46 μ de large.

L'épaisseur des parois cellulaires est encore un très bon

caractère pouvant servir à fixer l'âge des cellules. Les petites cellules du parenchyme, sous la pointe, présentent des parois d'une épaisseur voisine du micron ; ce qui montre leur jeune âge. Les cellules des marges possèdent au contraire vers l'extrême pointe jusqu'à 6μ d'épaisseur, alors que vers la base de la feuille elles n'ont pas plus de $4^{2,5}$.

On a donc, pour la marge, un phénomène inverse de celui que présente le parenchyme : c'est vers la pointe que les cellules de marge sont les plus différenciées, ce qui montre bien que c'est là qu'elles ont perdu le plus tôt leur faculté reproductrice. Les grandes cellules du milieu de la feuille ont des parois de $4^{2,5}$, ce qui est également l'épaisseur des parois cellulaires de l'un des côtés de la base, tandis que de l'autre elle atteint seulement 3μ .

J'ai examiné et dessiné de nombreuses coupes transversales faites au microtome, d'abord dans une feuille âgée, puis dans 6 jeunes feuilles qui se trouvaient autour d'archégones. La figure 198 représente une coupe dans la nervure d'une feuille âgée. On est frappé de suite par la grande dimension du faisceau de sténocystes, le grand nombre de ces éléments (une trentaine), la grande dimension des lumens de la couche dorsale d'eurycystes, l'épaisseur des parois cellulaires.

Les figures 199 et 200 sont des coupes : l'une (*fig.* 200) vers la base et l'autre (*fig.* 199) faite beaucoup plus haut, dans la plus âgée des 6 feuilles que j'ai étudié. Cette feuille est encore assez jeune, car les parois cellulaires sont peu épaissies, sauf à la base (*fig.* 200). J'ai pu confirmer ainsi en partie les opinions de Nägeli par mes coupes transversales. Je signalerai également que les épaississements collenchymateux apparaissent aux angles des sténocystes d'abord à la base de la feuille. L'épaississement des parois cellulaires progresse de la périphérie vers le centre. C'est ainsi que, dans la figure 199, il n'y a que les parois externes et celles de quelques cellules dorsales qui présentent des épaississements ; tandis que, dans la figure 200 ces épaississements ont gagné toute la nervure, à l'exception des sténocystes et des parois anticlines des cellules qui les entourent. On remarquera enfin les renforcements très caractéristiques que l'on trouve dans

cette espèce au point d'insertion des cloisons cellulaires du parenchyme foliaire sur les surfaces externes (voir *e*, *fig.* 199).

En examinant les très nombreux dessins (au nombre de 126) des coupes de 6 jeunes feuilles périchétiales dont j'ai parlé plus haut, j'ai pu tirer quelques règles générales de développement que j'exposerai au moyen de schémas (*fig.* 201 et 202) comme pour le *Mnium undulatum* (L.) Weis. Je ne prétends pas que ces schémas de développement coïncident toujours avec la réalité, car on observe de nombreuses exceptions.

La nervure proprement dite est ici généralement formée de 2 cellules fondamentales seulement. J'ai épaissi fortement leurs parois anticlines dans ma figure 201, ainsi que la première cloison péricleine qui sépare chacune de celles-ci en une cellule ventrale et une dorsale. La nervure primitive est donc formée de 4 cellules : 2 dorsales et 2 ventrales. Les 2 cellules dorsales se divisent chacune par une cloison anticline. Des 4 cellules ainsi formées, les 2 cellules situées de chaque côté du plan de symétrie se divisent par une cloison péricleine, isolant ainsi 2 cellules E (*fig.* 201) qui seront les cellules-mères primordiales des sténocystes. Ces cellules-mères de sténocystes se divisent d'abord chacune par une cloison péricleine, indiquée en pointillé dans la figure 202, donnant ainsi 4 cellules E (*fig.* 202). Souvent apparaissent encore 2 autres cloisons péricleines amenant la formation de 6 cellules E (3 de chaque côté du plan de symétrie) avant qu'il n'apparaisse des cloisons anticlines dans ce faisceau d'eurycystes. Les cellules marquées par A dans la figure 202, et qui sont homologues des cellules-mères primordiales des sténocystes, restent souvent indivises ou se divisent peu (voir cellules A dans la figure 198). Les cellules dorsales indifférenciées se divisent en général, d'abord par des cloisons péricleines, auxquelles succèdent encore quelques anticlines, derrière le faisceau de sténocystes. Il n'y a guère plus de 3 couches de cellules dorsales à l'état adulte (voir figures 198, 199 et 200).

Passons au cloisonnement de la partie ventrale : la première division se fait au moyen de cloisons péricleines, qui isolent ainsi dorsalement 2 cellules mères d'eurycystes D (*fig.* 201). Les cellules ventrales se divisent d'abord chacune

par une cloison anticline donnant 4 cellules V (*fig.* 201). Puis apparaissent des cloisons périclines, marquées en pointillé dans la figure 202, ce qui porte à 2 le nombre des couches de cellules ventrales ; ce chiffre est rarement dépassé.

Les eurycystes se dédoublent d'abord chacun par une cloison anticline et les 4 cellules ainsi formées se divisent à leur tour par une cloison péricline donnant 2 couches d'eurycystes : 4 grands D et 4 petits *d* placés ventralement par rapport aux premiers. Lorentz prétend que l'on peut reconnaître le nombre de cellules fondamentales dont une nervure est formée au nombre de ses eurycystes. Nous avons vu qu'il ne cite comme exception qu'un *Bryum* Dill. ; mais cependant il a constaté aussi chez *Funaria* Schreb. des cas où il y avait 4 eurycystes sur 2 cellules ventrales, d'où nécessité du dédoublement secondaire des eurycystes par des cloisons anticlines. Il n'a pas cependant tiré cette conclusion. L'abbé Morin (30) pour le *Mnium hornum* L. dit que les eurycystes se dédoublent tangentielllement et radialement). Nous voyons dans ce *Mnium* Dill. une exception de plus à la règle de Lorentz.

Enfin des cellules de la lame foliaire, voisines de la nervure, peuvent se diviser également et donner de grandes cellules qui s'ajoutent à la nervure, telles que celles marquées par B dans mon schéma (*fig.* 202) et dans la figure 198.

On a pu remarquer une différence importante entre ce développement et celui du *Mnium undulatum* (L.) Weis, en ce qui concerne les cellules-mères des sténocystes. Leur production est ici moins directe, car elles ne sont pas délimitées comme chez le *Mnium undulatum* (L.) Weis par la première cloison péricline apparaissant dans les 2 cellules dorsales médianes primitives (voir *fig.* 193). Nous avons vu en effet que ces 2 cellules dorsales primitives se divisent d'abord, non par une cloison péricline, mais par une anticline à laquelle succède une péricline ; ce sont les cellules les plus internes E (*fig.* 201) qui sont les cellules-mères des sténocystes.

Je signalerai encore que, vers la base de la feuille, le côté dorsal des cellules fondamentales reste longtemps indivis ; formant des grandes cellules palissadiques très hautes, alors que du côté ventral les cloisons périclines limitant les cellules

eurycystes des cellules ventrales sont apparues déjà. C'est ainsi que l'on observe de jeunes feuilles où les coupes transversales de la base présentent : 4 hautes cellules dorsales palissadiques, 4 eurycystes et 4 cellules ventrales.

Vers la base des feuilles adultes les cellules ventrales possèdent des anneaux d'épaississement très spéciaux qui se rencontrent dans d'autres Mousses, par exemple chez le *Mnium spinosum* (Voit) Schwägr..

Dans la lame foliaire de feuilles assez développées, j'ai constaté aussi, sur les coupes transversales, une multiplication très active, se traduisant par l'étroitesse des cellules dans le sens parallèle aux lames foliaires et le grand nombre de noyaux qu'on y voit, alors que dans ces mêmes feuilles les cellules sont bien plus larges vers la base. J'ai donc confirmé encore en cela les données de Nägeli.

Le développement de la marge, sous forme de nervure marginale à plusieurs couches, ne commence qu'assez tardivement et débute en général par la formation d'une cloison parallèle aux lames foliaires, rarement dans la cellule qui borde la feuille, mais plutôt dans celle qui la précède ou encore quelquefois dans la 3^e cellule à partir du bord. Cette apparition se fait à peu près simultanément, depuis la pointe jusqu'à la base de la feuille, lorsque celle-ci a atteint un certain stade de son développement. C'est ainsi que dans la 3^e feuille (en comptant à partir de la plus jeune) que j'ai étudié et qui avait 0^{mm},6 de longueur, il n'y avait pas trace de cloisonnement dans les cellules marginales; tandis que dans la 4^e feuille, un peu plus âgée et mesurant 0^{mm},675, c'est-à-dire n'ayant que les 3/4 d'un dixième de millimètre de plus que la précédente, on observait la formation d'une 2^e couche cellulaire dans la région marginale, depuis la 3^e coupe à partir de la pointe jusqu'à la base de cette feuille. Certaines coupes en étaient dépourvues complètement ou simplement d'un côté. Dans la 10^e coupe, qui ne possédait pas même l'indication d'une marge du côté gauche, la 2^e et la 3^e cellule à partir du bord droit s'étaient divisées chacune par une cloison parallèle aux lames foliaires. La production de ces cloisons est précédée d'un gonflement des cellules dans lesquelles elles apparaissent

Dans la partie la plus différenciée de la marge, c'est-à-dire vers la base de la feuille, on voit encore dans ces 2^e et 3^e cellules (comptées à partir du bord de la feuille) 2 autres cloisons parallèles à la première cloison formée. La cellule du bord de la feuille et la 4^e à partir du bord se divisent aussi chacune par une cloison parallèle aux surfaces foliaires, si bien que la nervure est formée typiquement de 4 cellules centrales entourées de 8 cellules périphériques [ce que j'ai figuré dans un schéma (*fig.* 203)]. Naturellement, il peut se produire encore d'autres cloisons. C'est ce que l'on constate dans les figures 199 et 200.

Au point de vue anatomique, l'abbé Morin (30) représente une coupe transversale de nervure (figure 8 de sa planche 17) et dit que Schleiden avait déjà figuré la nervure marginale de cette Mousse.

Étude de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth.

Nous avons vu, par l'étude de 2 espèces de *Mnium*, que dans un même genre on peut rencontrer des types de développement légèrement différents et cependant des formes assez éloignés, d'autre part, peuvent montrer un développement très semblable. C'est ainsi que la *Funaire hygrométrique*, que je vais étudier maintenant, offre dans le développement de sa feuille un type très comparable à celui du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. Pourtant la famille qui renferme les *Mnium* Dill. et les *Bryum* Dill. compte parmi les plus élevées dans la classe des Mousses, par la présence de traces foliaires incomplètes, d'un cylindre central bien délimité dans la tige, par la haute différenciation des nervures et l'existence de marges foliaires. La famille des Funariacées est au contraire bien inférieure. ; elle présente néanmoins une différenciation très caractéristique de ses cellules épidermiques ventrales, qui restent à large lumen et accolées directement aux eurycystes, sans interposition d'intercalaires ventrales.

Les Funariacées ont fait l'objet, de la part de Lorentz, d'études anatomiques publiées dans le journal *Flora* en 1867 (14). Chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. (14) (pages 552 à 553 de son

mémoire, dans le n° 35 du 14 décembre 1867) il dit que le nombre des eurycystes et des cellules ventrales est bien plus constamment de 2 que dans les autres espèces. Il a remarqué le cloisonnement de certaines eurycystes, qui donnent de petits groupes de cellules. Il a observé aussi des cas où il y avait plus de 2 eurycystes, mais très rarement un nombre de cellules ventrales différent de 2. Il a même vu 4 eurycystes dans une nervure où il n'y avait que 2 cellules ventrales. Il devait en conclure à la division des eurycystes par des cloisons anticlines, mais il ne fait là aucune remarque à ce sujet. L'abbé Morin, au contraire, dans sa thèse (page 88), attire l'attention sur la production de 3 à 4 eurycystes issues du cloisonnement radial de 1 ou 2 d'entre elles. Il a même observé 5 eurycystes, la transformation d'eurycystes en groupes de 2 à 4 stéréides ; rarement le nombre des cellules ventrales s'élevait à 3 ou 4.

Mon matériel¹, formé de fleurs mâles, présentait régulièrement la monoecie, car dans mes coupes en série je rencontrai juste au-dessous de la fleur mâle terminant la tige, une fleur femelle formée d'un archégone. On sait que cette monoecie a été étudiée par Marchal, Boodle et plus de 60 ans avant ces auteurs Mitten et ses contemporains l'avaient signalée.

J'ai constaté toujours que le jaunissement et l'épaississement des parois cellulaires, signe de vieillesse, commençaient par la pointe de la feuille, alors que la base restait longtemps méristématique.

J'étudierai une série de feuilles, de plus en plus âgées, de fleur femelle. Les figures 204 à 208 montrent quelques coupes, de la pointe à la base d'une très jeune feuille. Les coupes successives nous feront fort bien suivre le développement, car dans une feuille si jeune la pointe n'a pas encore acquis une différenciation spéciale.

La figure 204 nous offre le stade en éventail, bien connu, compliqué seulement par l'apparition de la nervure, formée de 2 cellules fondamentales seulement comme chez le *Mnium*

1. Ce matériel a été récolté à Berne dans le jardin de la maison du 39 Hallerstrasse et mis dans l'eau de 13 h. 20 à 15 heures (soit pendant 1 h. 40) avant d'être fixé au liquide de Kaiser le 13 février 1918. Les préparations ont été colorées au mélange fuchsine-vert d'iode, puis congocorinthe.

punctatum (L. Schreb.) Hedw.. La figure 205 montre un stade beaucoup plus évolué : du côté ventral, des cloisons périclines se sont produites, séparant les eurycystes *D* et *d* des cellules ventrales *V*. Il est même apparu une cloison anticline dans l'eurycyste primordiale de droite, qui a donné ainsi naissance à 2 eurycystes *d*. Du côté dorsal, la première cloison qui apparaît dans chaque cellule dorsale primordiale est anticline (voir *a*, *fig.* 205). Du côté droit la segmentation s'est poursuivie au moyen d'une cloison péricline, donnant ainsi naissance à une cellule-mère de sténocystes *E* (*fig.* 205). Nous voyons donc que la cellule-mère de sténocystes a une origine semblable à celle de la nervure du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw..

Dans la figure 206 la cellule-mère de sténocystes s'est divisée par une cloison anticline *a* (*fig.* 206), ce qui n'était le cas pour aucun des 2 *Mnium* Dill. étudiés. Nous voyons également dans cette figure 4 cellules eurycystes, mais les cellules ventrales sont restées indivises. Elles le resteraient même à l'état adulte, à cet endroit de la feuille qui est le plus hautement différencié. C'est seulement vers la base que ces cellules ventrales se divisent par des cloisons anticlines. C'est ainsi qu'on trouve 4 cellules ventrales dans la figure 207, mais seulement 3 dans la figure 208.

La figure 207 nous montre la continuation du cloisonnement du côté dorsal : une cloison péricline *p* et 2 cloisons anticlines *a*, qui n'existaient pas dans la figure 206, sont apparues.

La figure 208 représente la coupe située juste à l'insertion de la feuille sur la tige. Les cloisonnements offrent, comme toujours dans cette région, un type très simplifié.

Dans toutes ces coupes de nervures on a pu constater que le côté droit a eu un développement bien plus rapide et plus complet que le côté gauche : c'est du côté droit qu'apparaît la première cloison anticline, qui dédouble une eurycyste primordiale en 2 eurycystes *d* (*fig.* 205). C'est encore de ce côté droit qu'on voit la première cellule-mère de sténocystes *E* (*fig.* 205). On en trouve déjà 2 séparées par la cloison *a* dans la figure 206, alors que du côté gauche il n'y en a encore aucune ; ce n'est que dans la figure 207 qu'il en apparaît

enfin une (F, *fig.* 207) de ce côté, mais elle est bien petite comparativement aux 2 cellules sténocystes E (*fig.* 207) situées du côté droit. En ce qui concerne la lame foliaire, c'est également le côté droit qui compte toujours le plus grand nombre de cellules (sauf dans la figure 204 où la lame foliaire n'existe pour ainsi dire pas). C'est d'ailleurs ce côté qui se soude en dernier lieu à la tige. L'extrémité du limbe du côté gauche commence à se fusionner avec celle-ci en T (*fig.* 208).

Les divisions cellulaires se produisent un peu n'importe où dans la jeune lame foliaire (voir les membranes, probablement toutes récentes, marquées *j* dans les figures 205 à 208). Dans la figure 206 on voit une division N arrivée au stade final de l'ascension polaire.

Dans une feuille plus jeune (*fig.* 209) le côté droit prend nettement la prédominance : la cellule fondamentale de gauche *c* (*fig.* 209) de la nervure est encore indivise, alors que celle de droite s'est divisée par une cloison péricle *p* et que, dans la cellule dorsale ainsi formée, il est déjà apparu une cloison anticline *a*.

Les figures 210 à 218 montrent des coupes de la pointe à la base dans une feuille plus âgée que la première décrite. Dans les figures 216 à 218 je n'ai pas représenté la lame foliaire. La figure 210 montre une coupe à travers l'initiale de la feuille : son noyau n'a pas de plus grandes dimensions que représente celui de toute autre cellule. La figure 211 la coupe placée 15 μ plus bas. Elle montre bien que la feuille poussait par une initiale à 2 pans, car, s'il y avait eu une initiale à 1 seul pan il y aurait eu une cloison située suivant le plan de symétrie de la coupe. La figure 212 fait voir la prédominance du côté droit de la lame foliaire. Dans les figures suivantes nous constatons que cette prédominance reste toujours nettement accentuée. La figure 213 nous montre un fait du même genre pour la nervure : en effet, alors que la cellule fondamentale de gauche de la nervure ne s'est encore divisée que par une cloison péricle *p*, en une cellule ventrale et une dorsale, à droite la cellule dorsale s'est déjà divisée successivement par une cloison péricle *m* et 2 cloisons anticlines *a* et *f*, donnant ainsi naissance à une cellule-

mère de sténocytes E. La figure 214 présente un développement à peu près semblable, mais certaines cloisons dessinées du côté dorsal gauche sont peut sûres. La formation d'une seule cellule ventrale V est un fait très particulier. La nervure provient donc ici d'une seule cellule fondamentale. C'est une structure réduite que l'on peut rencontrer vers la pointe des feuilles.

Les figures 210 à 214 représentent la région de pointe dont le développement est à peu près achevé. En effet, la coupe de la figure 214 est restée à un stade bien moins évolué que celui représenté par la figure 205 et pourtant la lame foliaire est bien plus développée, les cellules sont beaucoup plus grandes dans la figure 214 que dans la figure 205. L'activité multiplicatrice des cellules a dû déjà se ralentir dans toute cette région de pointe. Tandis que, de la figure 215 à la figure 218, on voit de nombreuses petites cellules dans la nervure, et que la lame foliaire présente beaucoup de jeunes membranes (voir *j fig.* 215), au contraire, dans les figures 212 à 214 les cellules de la lame foliaire sont larges : donc il y a longtemps qu'une division cellulaire ne les a pas affectées. Je signalerai dans la figure 215 le fait que les cellules-mères d'eurycystes, aussi bien à droite qu'à gauche, se sont divisées d'abord par une cloison péricline (*p fig.* 215). Il en est de même dans la figure 216 (voir *p*). A gauche 2 parois anticlines lui ont succédé, ce qui a amené la formation de 6 cellules sténocystes. Du côté ventral il y a 2 cellules ventrales et 5 eurycystes, car 2 eurycystes se sont divisées par une cloison péricline, donnant 2 couches d'eurycystes, fait très rare dans cette espèce. La figure 217 représente une structure sensiblement semblable, sauf qu'il n'y a plus que 4 eurycystes, mais le nombre des cellules épidermiques dorsales s'est augmenté par l'adjonction de 2 parois anticlines *a*. La figure 218 présente une structure plus simple et la nervure est moins bombée du côté dorsal. Ceci montre le voisinage de la base. Ici c'est par des cloisons anticlines *a* que la segmentation a débuté. C'est seulement dans la figure 218 que l'on voit le nombre des cellules épidermiques ventrales se monter à plus de 2. On peut remarquer la grande taille des cellules ventrales dans toutes les figures 213 à 218.

Les figures 219 à 230 représentent des coupes de l'extrême pointe (*fig.* 219), jusqu'au fusionnement avec la tige (*fig.* 230) d'une feuille plus âgée. Je n'ai plus représenté la lame foliaire à partir de la figure 224 jusqu'à la figure 230. Nous pouvons constater la grandeur des cellules et leur irrégularité depuis l'extrême pointe (*fig.* 219). Il semble qu'il y ait des noyaux cellulaires jusque dans la figure 224. Dans ces coupes il est impossible de distinguer les eurycystes des sténocystes. Les cellules ventrales seules se distinguent toujours très nettement. Dans les figures 225 et 226 nous voyons se produire le même fait que dans la figure 216, c'est-à-dire un cloisonnement des eurycystes au moyen de périclinales *m* (*fig.* 216, 225 et 226). Il y a même, dans la figure 226, l'apparition d'une cloison péricline *n*, ce qui donne jusqu'à 3 couches d'eurycystes à cet endroit. En réalité ces eurycystes médianes ainsi, fragmentées, formeront des cellules tout à fait semblables aux sténocystes et je les considère comme telles malgré leur origine. Dans les 2 feuilles plus évoluées que j'étudierai, on voit en effet à ce niveau la ou les eurycystes médianes ainsi transformées en sténocystes secondaires (voir les eurycystes D dans les figures 232 à 236 représentant les coupes d'une feuille du même pied que celles étudiées précédemment et les figures 244, 245 et surtout 246 qui sont les coupes d'une feuille située dans une fleur mâle). Dans la figure 227 nous voyons nettement les eurycystes. Celle de droite s'est divisée en 2 eurycystes *d*. Dans les figures 228 et 229 les 2 grandes eurycystes sont restés indivises et confinent directement aux cellules épidermiques ventrales. Les cellules sténocystes se divisent souvent d'abord par des cloisons anticlines *a* (voir figures 226 à 229). Dans la figure 230 on voit la feuille se souder à la tige et la sortie d'un rameau latéral R. Les eurycystes D et les cellules ventrales V (*fig.* 230) s'allongent, comme attirées par la tige. La lame foliaire possède là 2 couches de chaque côté. Ces caractères se retrouvent à l'insertion des feuilles de presque toutes les Mousses.

Les figures 231 à 242 présentent des coupes de la pointe à la base de la nervure dans une feuille encore plus âgée, appartenant toujours au même pied femelle que celles précédem-

ment étudiées. On peut constater ici un fait très curieux : l'épaississement de membranes cellulaires se produit beaucoup plus dans les membranes situées à l'extérieur de la nervure, telles que celles des sténocystes, que dans celles qui sont en contact avec l'air extérieur. Cet épaississement se constate dans la pointe de la feuille, alors que la base (*fig.* 241 et 242) présente des cellules à parois minces pourvues de très beaux noyaux. Je signalerai d'ailleurs ici, à propos de ces derniers, que la chromatine ne s'y trouve pas condensée en une seule masse, comme cela se voit souvent chez les Mousses, mais qu'en dehors d'un caryosome principal, il y a en général de nombreuses granulations chromatiques dans le caryoplasma. Nous trouvons dans cette feuille âgée les mêmes parties que dans les plus jeunes : vers la pointe (*fig.* 231) on trouve une seule cellule ventrale comme dans la figure 214 ; plus bas le stade avec cellules ventrales toujours très grandes, 2 eurycystes assez petites, séparées par la prolongation du faisceau de sténocystes issu de la transformation du ou des eurycystes médianes (voir figures 232 à 236). Nous trouvons ensuite la partie vraiment caractéristique, (*fig.* 237 et 238) où la nervure est formée de 2 cellules ventrales accolées directement à 2 eurycystes, sans interposition d'intercalaires ventrales, et dorsalement d'un faisceau de sténocystes, limité directement du côté dorsal par les cellules épidermiques dorsales à large lumen, sans intercalaires dorsales.

A celle-ci succède une quatrième partie, où la nervure affecte un contour plus aplati et élargi, ce qui amène les eurycystes et les cellules ventrales à augmenter de nombre (*fig.* 239). Nous avons dans cette dernière figure, 3 cellules ventrales, 4 eurycystes assez petites, un faisceau de 5 sténocystes surmontées dorsalement de cellules épidermiques plus petites.

Enfin une cinquième partie forme la base, dont la structure interne est très régulière : on y trouve 2 eurycystes et 2 cellules ventrales. La figure 242 montre la base de la feuille accolée à la tige. A cet endroit la lamie foliaire a des cellules énormes, comme d'ailleurs toutes les parties de la nervure.

Je dirai finalement quelques mots d'une assez vieille feuille se trouvant dans une fleur mâle. Les figures 243 à 248 en montrent les coupes, de la partie basilaire jusque vers la pointe. Je

représente ces coupes pour donner un exemple de feuille de cette espèce beaucoup plus développée et présentant une différenciation toute spéciale de certains sténocystes. Les cellules sténocystes n'épaississent pas ici uniformément leurs parois ; ainsi, dans la figure 246, nous voyons que les sténocystes du pourtour ont seules épaissi leurs parois, sauf du côté de l'eurycyste de gauche.

Dans les figures 247 et 248, qui représentent des coupes plus voisines de la base, certaines sténocystes ont épaissi tellement leurs parois que le lumen cellulaire s'est réduit à l'extrême, alors que les cellules s'arrondissent. On a ici de véritables stéréides, du côté dorsal du faisceau de sténocystes. Lorentz (11) a qualifié de « comites mnioidei » de semblables faisceaux de sténocystes entourés de stéréides, car ce sont surtout les *Mnium* Dill. qui présentent cette structure. On remarquera les dimensions considérables des cellules de la lame foliaire, spécialement dans la figure 248 qui est la plus basilaire. Chez une feuille âgée, c'est donc à la base que les cellules de la lame foliaire atteignent les plus grandes dimensions : constatation inverse de celle faite précédemment sur des feuilles plus jeunes. Il est utile de remarquer que nous avons ici une feuille dont la croissance est totalement achevée et dont la base elle-même a cessé toute croissance. Cette feuille nous présente les mêmes parties que les autres : l'extrême pointe (*fig.* 243) à une seule cellule ventrale, une partie à 2 eurycystes séparées par des sténocystes (*fig.* 244 à 246), enfin une partie où les eurycystes et les cellules ventrales augmentent de nombre, ces dernières étant les plus lentes à opérer cette transformation.

Étude du développement de la feuille du *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig¹.

Je vais comparer rapidement une série de feuilles de plus

1. Mon matériel a été récolté aux environs de Berne (Suisse) dans la forêt de Bremgarten, au versant d'une colline, près d'une carrière proche de la route menant au Neubrücke. Il a été fixé le 4 avril 1918 à 11 h. 35 au liquide de Kaiser, après passage de 5 minutes dans l'eau. Malgré l'heure assez tardive de la fixation j'ai observé un certain nombre de divisions cellulaires à des stades pas trop avancés. C'est ainsi que dans mes dessins on peut voir 2 fins et un début d'ascension polaire. Mais les chromosomes sont ponctiformes.

en plus âgées. Les figures 249 à 251 montrent 3 coupes, faites à 15 micra d'intervalle dans une très jeune feuille : les figures 249 et 250 présentent le stade en éventail, compliqué çà et là de quelques cloisons périclinales, premières ébauches de nervure. Ces premières cloisons périclinales sont situées bien plus près du côté dorsal que du côté ventral de la feuille. Nous voyons dans la figure 251 un développement beaucoup plus avancé : on trouve 2 cellules ventrales V, 2 eurycystes D et dans la première cellule fondamentale de gauche s'est formée une cloison anticline α . Nous voyons donc, dans cette première feuille, le côté gauche de la nervure apparaître d'abord (*fig.* 249 et 250). Il se développe ensuite plus rapidement que le droit. C'est ce que nous constaterons également dans toutes les autres feuilles.

Les figures 252 à 261 montrent les coupes de la pointe à la base d'une feuille plus âgée. Ces coupes ont été faites régulièrement à 15 micra de distance l'une de l'autre (une seule manque entre les figures 256 et 257). Nous pouvons constater que, dans cette espèce, le développement de la feuille est remarquablement régulier. Ce n'est que dans les feuilles plus âgées que quelques inégalités se manifesteront, dues, sans doute aux compressions exercées par les autres feuilles au cours de l'ontogenèse. Les figures 255 et 256 sont d'une régularité absolue : la nervure y est formée de 2 cellules épidermiques ventrales V, de 2 eurycystes D, surmontées chacune de 2 cellules épidermiques dorsales, qui en sont issues au moyen d'une anticline α . La figure 257 offre la même structure, mais la nervure s'est augmentée à droite d'une cellule fondamentale supplémentaire, qui s'est divisée assez irrégulièrement, car il est apparu une cloison péricline p dans une eurycyste, ce qui est un fait très rare. La lame foliaire prend un plus grand développement à gauche qu'à droite ; ce qui se voit encore dans les 2 figures suivantes. La figure 258 montre une nervure issue de 4 cellules fondamentales qui se sont divisées très régulièrement. La figure 259 fait voir un grand développement des cellules issues de la première cellule fondamentale de gauche. La cellule ventrale de ce segment s'est divisée par une cloison anticline, ce qui est le mode de cloisonnement régulier des cellules épidermiques

ventrales primitives. Le premier segment à droite de la cloison médiane est au contraire très peu développé : 1 cellule dorsale, 1 eurycyste, 1 cellule ventrale. Le deuxième segment de gauche nous montre du côté dorsal la continuation régulière du cloisonnement : il apparaît une cloison péricline *p* dans la cellule de droite, issue de la cellule dorsale primitive de ce 2^e segment au moyen de l'anticline *b*. Dans la figure 260 je signale la formation de la cloison anticline *a* dans la cellule dorsale de gauche issue, au moyen de la cloison anticline *b* de la cellule dorsale primitive du premier segment de gauche. Ceci est un cloisonnement exceptionnel. En général, dans chaque segment situé à gauche du plan de symétrie de la feuille, la cellule dorsale primitive se divise par une cloison anticline ; des 2 cellules formées, celle de droite se divise d'abord par une cloison péricline en 2 cellules *B* et *c* (*fig.* 260), tandis que celle de gauche *A* reste indivise. De l'autre côté du plan de symétrie c'est l'inverse qui a lieu : dans chaque cellule dorsale primitive, qui se divise d'abord par une cloison anticline, c'est la cellule de gauche qui se divise la première par une cloison péricline et la cellule de droite reste indivise. Dans la feuille adulte (*fig.* 288) les cellules *A* et *B* correspondant aux cellules *A* et *B* de la figure 260 sont restées indivises, tandis qu'à *c* (*fig.* 260), correspondent des groupes de stéréides *st* dans la figure 288. Dans la figure 260 j'ai pu observer la division d'une des cellules dorsales secondaires *d* ; la division était au stade de l'ascension polaire. Dans une cellule *c* de la lame foliaire de cette même coupe j'ai pu observer la cinèse arrivée à sa fin. Dans la figure 261, qui représente une coupe pratiquée dans la partie basilaire, on voit dans la lame foliaire de gauche l'apparition de 2 cloisons périclines *p*. Ceci est le premier indice d'une différenciation spéciale des cellules des oreillettes, fréquente chez les Dicranacées. A l'état adulte (*fig.* 290), la feuille du *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. présente de très grandes cellules à parois minces à l'endroit de son insertion avec la tige. Ces grandes cellules envahissent toute la feuille des *Dicranum* Hedw. de la section *Paraleucobryum* Lindb., qui forment transition avec les Leucobryacées.

Les figures 262 à 271 montrent quelques coupes dans une

feuille plus âgée. Nous pouvons remarquer la formation (*fig.* 266 à 268) de protubérances dorsales sur la nervure, qui peuvent atteindre, dans la partie médiane de la feuille à l'état adulte, de 2 à 3 cellules de hauteur (*fig.* 289). Nous pouvons également constater une multiplication cellulaire peu intense dans la lame foliaire, jusqu'à une certaine distance de la pointe de la feuille. Ainsi, dans la figure 268, qui représente une coupe située à près de $\frac{1}{10}$ de millimètre de la pointe de la feuille, on ne voit pas trace de division récente dans la lame foliaire. Dans la figure 266 nous voyons la cellule de gauche *a*, issue de la division de la cellule dorsale primordiale du 1^{er} segment de gauche de la nervure, qui s'est renflée au-dessus de la surface externe. La figure 267 présente un stade ultérieur de la formation de semblables dents (ce ne sont pas en effet des lames dorsales continues); il s'est produit une cloison *p*, située à peu près au ras de l'ancienne surface dorsale de la feuille. Dans la figure 268 nous avons même une cloison anticline *a*, qui divise la cellule de pied de cette dent. Cette division se produit d'ailleurs rarement: c'est ainsi que nous n'en voyons pas trace dans la figure 289, à la base des 4 grandes dents, ni dans les figures 280 à 285, représentant d'autres coupes passant par des dents dorsales.

Je ne m'attarderai pas à décrire plus longuement les cloisonnements de cette feuille; on s'en rendra compte par mes dessins. On voit, dans la figure 271, une division cellulaire dans la lame foliaire. J'attire l'attention sur le fait que les divisions que j'ai observées (*fig.* 260 et 271) étaient justement à la base des feuilles; ce qui est un argument en faveur de la croissance des feuilles par la base, au moins à partir de ce stade. Les figures 272 à 287 nous montrent des coupes dans une feuille encore plus âgée. Du premier coup d'œil on se rend compte que la pointe (*fig.* 272 à 282) possède des parois épaissies considérablement, alors que la base a encore des parois très minces. De plus, en examinant les préparations colorées par le vert d'iode, la fuchsine et le congocorinthe, j'ai constaté que les membranes cellulaires de la région de pointe prenaient une coloration violette, qui se prolonge assez bas dans les lames moyennes de la feuille. Voici donc d'autres arguments mon-

trant nettement que la pointe de la feuille est bien différenciée alors que la base est encore méristématique et se colore en rose par le congo-corinthe.

J'ai observé la coloration verte, due au vert d'iode, dans des fragments de vieille feuille, tels que celui représenté par la figure 288. Cette figure montre que, vers la base, toutes les cellules se sont transformées en stéréides dont le lumen a presque disparu, alors que du côté dorsal il y a des massifs de stéréides *st* dans l'angle des eurycystes *D*. J'ai dit plus haut d'où ces cellules sont dérivées.

Au point de vue cytologique, j'ai mesuré le noyau de l'initiale d'une tige. Il avait un diamètre variant entre $10^{\mu},8$ et $11^{\mu},1$ et sa masse chromatique énorme avait un diamètre variant entre $4^{\mu},1$ et $4^{\mu},4$.

Dans une feuille ayant de 15 à $30\ \mu$ de haut, le noyau de l'initiale n'avait que $8^{\mu},3$ de diamètre et sa masse chromatique $2^{\mu},7$ à $3\ \mu$.

Dans une feuille ayant à peu près $60\ \mu$ de haut, le noyau de l'initiale n'avait que $7^{\mu},7$ de diamètre et la masse chromatique $2^{\mu},2$.

Nous voyons donc que les grandeurs absolues du noyau et de la masse chromatique sont bien plus faibles dans les cellules initiales des feuilles que dans le noyau d'une tige et que plus la feuille s'allonge, plus celles-ci diminuent.

Si l'on calcule le rapport $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume de la masse chromatique}}$ on obtient respectivement $17,1$ pour le noyau de l'initiale de la tige, $25,1$ pour celui de l'initiale de la feuille, de 15 à $30\ \mu$ et $42^{\mu},8$ pour l'initiale de la feuille de 60 micra. L'initiale de cette dernière feuille avait sans doute conservé plus longtemps son activité caryocinétique. On voit néanmoins que ces noyaux d'initiales de feuilles diffèrent profondément du noyau de l'initiale de la tige qui les portait.

Lorentz (11) ne parle pas du développement du *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. ni même de son anatomie foliaire. Mais il a décrit dans ses Grundlinien, avec d'assez grands détails (surtout d'après les travaux de S. Berggren), le développement de la nervure des Campylopodées, qui appartiennent à un type très comparable.

L'abbé Morin (30) (page 39 de sa thèse) place le *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. dans le type moyen des *Dicranum* Hedw. et signale seulement que chez cette espèce, comme chez quelques-unes, qui lui sont voisines, il y a 8 à 9 eurycystes dans la nervure foliaire. Les figures 4, *a* et *b* de sa planche 6, montrent des coupes transversales au milieu et vers le sommet de la feuille.

Étude d'*Atrichum undulatum* Palisot de Beauvais.

Une étude sur le développement de la feuille des Mousses, serait incomplète si elle n'envisageait aucun membre de la famille des Polytrichacées, qui possède le gamétophyte le plus différenciée de tout l'embranchement des Muscinées : traces foliaires, cylindre central très complexe et surtout différenciation toute particulière des feuilles. Lorentz (10) a étudié avec détails le développement de la feuille de *Polytrichum* Dill.. Lorch (19), beaucoup plus tard, a repris cette étude et a décrit, avec beaucoup de soin, l'asymétrie qui se constate dès les premiers cloisonnements de la nervure foliaire. Je ne m'occuperai donc pas de ce genre mais je parlerai d'une autre Mousse bien connue de cette famille : l'*Atrichum undulatum* P. Beauv., que l'on appelle souvent aussi *Catharinea undulata* (L.) Web. et Mohr (ce dernier nom a la priorité, mais le premier est plus connu).

La figure 291 montre l'aspect d'une feuille de 3^{mm},4 de longueur et de 0^{mm},9 de largeur. Les feuilles ondulées de cette espèce atteignent généralement une longueur double. Ce dessin (*fig.* 291) a été fait aussi exactement que possible à la chambre claire. On peut remarquer que les cellules de la base foliaire sont légèrement allongées. J'ai figuré également les lamelles ventrales qui parcourent longitudinalement la nervure. Il y en a généralement quatre. C'est vers la base du tiers supérieur de la feuille que les lamelles atteignent, en même temps que ce nombre de 4, leur plus grande hauteur. Les marges foliaires sont formées de cellules allongées, à parois épaisses et munies de dents. Vers la base de la feuille, elles apparaissent en coupe sous forme de 4 cellules à lumen presque nul (*fig.* 324). A d'autres niveaux, on voit une seule cellule

de marge ou 2 cellules : l'une située du côté dorsal et l'autre du côté ventral. La première cloison qui apparaît dans les cellules de la marge est donc parallèle aux surfaces foliaires. Pour parvenir au stade de 4 cellules (*fig.* 324), la cellule dorsale et la cellule ventrale se divisent chacune par une cloison perpendiculaire aux lames foliaires et parallèle au plan de symétrie de la feuille. Le brunissement et l'épaississement des parois commence dans la marge, avant de se manifester dans la lame foliaire comme chez les autres Mousses.

Avant de décrire le développement de la feuille, considérons une coupe (*fig.* 323), faite dans la partie basilaire d'une feuille adulte. Nous remarquons que les cellules de la lame foliaire ont leurs parois très épaisses (d'environ 3 micra) et brunes. Les cellules épidermiques ventrales V ont également leurs parois très épaisses et brunies, ainsi que les cellules épidermiques dorsales où l'épaississement des parois externes atteint son maximum. La cellule marquée E a une paroi dorsale de plus de 6 μ . d'épaisseur. Les cellules intercalaires dorsales et ventrales sont transformées en une masse de stéréides dont les parois apparaissent d'une couleur violacée (due au mélange fuchsine-vert d'iode avec lequel j'ai coloré mes préparations) qui tranche nettement sur la coloration rose, due au congorinthe, des parois des cellules caractéristiques : eurycystes et sténocystes situées au milieu de la coupe. Les eurycystes D n'offrent rien de particulier. Les sténocystes, au contraire, sont différenciées en grandes cellules S, situées dorsalement par rapport aux eurycystes et en petits massifs s, situés dans l'angle dorsal des eurycystes. Cette structure se rencontre seulement vers le centre de la nervure, car sur les côtés toutes ces cellules se transforment uniformément en stéréides. Lorentz appelle cellule centrale, la cellule qui se trouve dans l'angle dorsal des eurycystes, et « socii », les cellules à large lumen qui l'entourent des autres côtés. Ici la cellule centrale se subdivise et forme les groupes s. Au contraire, dans le *Polytrichum* Dill., elle serait toujours indivise d'après Lorentz (10). Il les aurait cependant trouvés toujours divisées dans un individu qu'il a étudié. Il exprime l'opinion que les systématiciens futurs baseront peut-être des espèces sur ce fait.

J'ai remarqué, sur les surfaces externes des feuilles âgées, de petites granulations *g* (*fig.* 318 à 321 et *fig.* 323) que je ne crois pas avoir jamais été signalées.

Les figures 292 à 294 montrent 3 coupes faites à 15 micra de distance dans une très jeune feuille. La figure 292 présente le stade en éventail dans toute sa pureté. Dans la figure 293 nous voyons la nervure formée de 4 cellules fondamentales. Les 2 cellules extrêmes n'ont encore été divisées que par une cloison péricleine *p* en une cellule dorsale et une ventrale. Les 2 cellules fondamentales médianes ont chacune 2 cloisons péricleines supplémentaires : l'une du côté ventral, séparant les eurycystes *D* des cellules ventrales *V*, et l'autre du côté dorsal, séparant les cellules-mères d'eurycystes *E* des cellules dorsales *d*. La cellule-mère d'eurycyste de droite s'est même subdivisée en 2 cellules *e*, au moyen d'une cloison anticline. La figure 294 plus aplatie dans sa forme générale, car elle est plus près de la base, présente la même structure, mais encore plus régulière, car la cellule-mère d'eurycyste de gauche s'est également divisée par une cloison anticline. On a donc 4 cellules *e*.

Les figures 295 à 300 montrent également des coupes faites à 15 micra de distance les unes des autres, dans une feuille un peu plus âgée, depuis une région voisine de l'extrême pointe jusque près de la base. Les cellules dorsales secondaires correspondent aux cellules *d* des figures 293 et 294 et se divisent en général par une cloison anticline *a*, doublant ainsi leur nombre, puis chacune des cellules-filles se divise, à son tour, par une cloison péricleine (*fig.* 295 à 300) donnant ainsi naissance à des cellules épidermiques dorsales *epd* (*fig.* 297 à 300) et à des cellules-mères des groupes de stéréides dorsales *std* (*fig.* 297 à 300). Il peut arriver quelquefois que cette cellule épidermique dorsale secondaire, se divise de suite par une cloison péricleine *p* (voir *fig.* 299), avant de se diviser par une anticline. Du côté ventral, les cellules ventrales correspondant à *V*, des figures 293 à 294, se divisent par des cloisons péricleines (en commençant naturellement près du plan de symétrie) en une couche de cellules épidermiques ventrales *epv* (*fig.* 298 et 299) et une couche de cellules-mères des

massifs de stéréides ventrales *stv* (*fig.* 298 et 299). Il est à remarquer que ce clivage du côté ventral se produit (*fig.* 298 à 300) après celui du côté dorsal (*fig.* 297). En ce qui concerne le groupe de sténocystes, nous voyons que l'une des 2 cellules correspondant à *e*, des figures 293 et 294, s'est divisée par une cloison péricline (*fig.* 296). Le groupe de sténocystes est alors formé de 3 cellules : deux *S* et une *s* (*fig.* 296) qui correspondent aux cellules désignées par les mêmes lettres dans la figure 323. Ces groupes formés de 2 cellules *S*, appelés *socii* par Lorentz, et d'une cellule *s* appelée cellule centrale par le même auteur, se reproduisent naturellement d'une façon symétrique par rapport au plan de symétrie de la nervure. C'est ce que nous constatons dans les figures 297 à 300. Dans cette dernière figure, si l'on examine le groupe de sténocystes provenant de la première cellule fondamentale de gauche, l'on voit nettement que les 2 *socii* *S* sont bien plus grands que la cellule centrale *s* ; ce qui est le rapport normal. Le groupe de sténocystes provenant de la première cellule fondamentale de droite est en partie atrophié.

Les figures 301 à 312 représentent des coupes dans une feuille plus âgée. On remarque, comme toujours, dans les coupes de la pointe, des cellules plus grandes et un développement assez irrégulier, surtout du côté dorsal. Ceci est dû principalement à la formation de dents sur le dos de la nervure, comme dans le *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig. Je ne m'attarderai pas à signaler ces cloisonnements irréguliers.

On observe encore dans cette feuille un cloisonnement très régulier des massifs de stéréides ventrales : chacune des cellules-mères de ces stéréides se divise d'abord par une cloison anticline *a* (*fig.* 309). Le cloisonnement se continue par des cloisons périclines, telles que *p* (*fig.* 310). Dans la figure 311, il y a trois cloisons *p*, ce qui donne 7 cellules-mères de stéréides ventrales dans cette coupe. La figure 312 présente des cellules ventrales très régulièrement disposées, comme il arrive toujours à la base des feuilles de Mousses. Nous voyons, dans la figure 309, l'ébauche de la formation des lamelles ventrales : du côté droit la cellule épidermique ventrale *A* (*fig.* 309) s'est fortement bombée à l'extérieur et du côté gauche il est même apparu

une cloison péricline *p* (*fig.* 309) dans la cellule épidermique ventrale qui faisait une grande saillie hors de la nervure.

Pour la formation des groupes de stéréides dorsales c'est également par la formation d'anticlines telles que *b* (*fig.* 307 à 312) qu'ils débutent. Puis viennent des cloisons périclines telles que *c* (*fig.* 310 et 312).

Les figures 313 à 322 représentent des coupes d'une feuille beaucoup plus âgée. On voit du premier coup d'œil que, dans les figures 313 à 317, l'épaisseur des membranes cellulaires est très notable et qu'elle va en diminuant à partir des coupes de pointes, telles que celles représentées par les figures 313 et 314. Toute l'extrémité de la feuille présente une coloration violette des membranes cellulaires, due au mélange fuchsine-vert d'iode. Cette coloration s'étendait même jusque dans les coupes à parois minces situées assez bas dans la feuille, telle que celle représentée par la figure 321. On voit les dents dorsales, dans les figures 313 et 314, avec beaucoup de netteté. La figure 315 présente un début de lamelle ventrale. La figure 316 montre une lamelle ventrale, les figures 317 et 318 une 2^e, la figure 319 le début d'une troisième, la figure 320 en a trois et la figure 321 quatre, ce qui représente le plein épanouissement de la nervure.

La figure 322 est une coupe faite dans la région basale, encore méristématique, à parois minces et colorées en rose par le congocorinthe dans ma préparation. La disposition régulière des cellules ventrales et leur subdivision en 2 couches indiquent tout de suite que c'est une coupe basale. On peut suivre également ici l'évolution : ainsi, dans la figure 322 on reconnaît nettement les cellules socii *S*, devenues bien plus grandes que les cellules centrales *s*, dont l'une s'est divisée par une cloison péricline *p*. Ceci est le cas normal, à l'état adulte, à la base de la feuille, ainsi que nous l'avons vu dans la figure 323.

Ici donc, comme dans la majorité des Mousses, c'est par la pointe et les bords de la feuille que commence la différenciation.

On peut constater, en examinant les coupes successives et spécialement les coupes de jeunes feuilles (*fig.* 292 à 312), que

le développement des 2 côtés de la nervure est souvent très inégal et que dans une même feuille c'est, tantôt un côté, tantôt l'autre, qui est avantagé. Ceci est peut-être dû au fonctionnement de l'initiale à 2 pans.

Au point de vue anatomique, la feuille d'*Atrichum* P. Beauv. a été longuement étudiée par Lorentz dans ses Grundlinien (11). Il en figure de nombreuses coupes (planche XXVI, fig. 83 α à η de son travail) et en donne page 432 une description. Il dit que Schleiden considérait les éléments à large lumen comme des vaisseaux, mais que quant à lui, il ne veut nullement préjuger de leur rôle physiologique.

L'abbé Morin (30) fait une longue étude anatomo-physiologique de cette espèce (page 103 à 117) et donne quelques figures de coupes longitudinales et transversales.

Étude de *Barbula ruralis* Hedwig.

J'ai fait pour le *Barbula ruralis* Hedwig quelques mesures cytologiques. J'ai mesuré le noyau de l'initiale d'une tige. Son diamètre était de 8^μ,3 et celui de sa masse chromatique trilobée était au maximum de 4^μ,4. Le noyau de la cellule initiale d'une jeune feuille de cette tige, n'ayant que de 15 à 30 micra de hauteur, avait 6^μ,1 et sa masse chromatique 2^μ,7 de diamètre. On voit donc qu'une feuille, même extrêmement jeune, ne possède jamais une initiale ayant un noyau aussi volumineux et chromatique que celui de la tige.

Je décrirai spécialement le développement du poil terminal. C'est en effet la particularité la plus saillante de la feuille de cette espèce. Cet appendice, qui prolonge la nervure, est en général très long, hyalin et fortement denté.

La figure 325 représente une coupe transversale dans une feuille de *Barbula aciphylla* (Br. Eur.) Hartm., qui n'est peut-être qu'une forme montagnarde du *Barbula ruralis* Hedwig. On est frappé de suite par les mamilles *m* qui recouvrent les lames foliaires et se transforment souvent en papilles *p* (fig. 325) par occlusion de leur lumen, dans les cellules dorsales de la nervure, à parois considérablement épaissies. Ces mamilles foliaires sont fréquentes dans le groupe des

Trichostomées. Nous voyons 2 eurycystes *D*, 2 cellules épidermiques ventrales *epv* et 2 intercalaires ventrales *iv*. Du côté dorsal on rencontre souvent une cellule à lumen assez large *E*, s'enfonçant dorsalement entre les 2 eurycystes et qui tient lieu des sténocystes absents. Il y a généralement de grandes cellules *S* placées immédiatement contre les eurycystes du côté ventral et qui rappellent les cellules « socii » des Polytrichacées, alors que la cellule *E* rappelle la cellule centrale de celles-ci. L'abbé Morin (30) a remarqué qu'en s'élevant dans la nervure ce massif de grandes cellules, que j'ai désignées par *S* et *E*, se réduit jusqu'à ne plus ressembler qu'à un petit faisceau de sténocystes. Toute la partie dorsale de la nervure : cellules épidermiques dorsales et couches sous-jacentes, sont formées à l'état adulte de cellules à parois extrêmement épaissies et fortement colorées en jaune.

Pour décrire le développement j'étudierai des feuilles appartenant à 2 tiges différentes.

Les figures 326 à 330 nous montrent des coupes transversales faites dans une feuille haute d'un vingtième de millimètre. Les figures 326 et 327 sont les aspects, aux mises au point inférieure et supérieure, de la 1^{re} coupe ; la figure 328 est l'aspect de la seconde et les figures 329 et 330 sont les 2 mises au point de la troisième coupe. Il est bien évident que le stade représenté par la figure 328 ne pourra jamais donner en se développant une partie de la feuille proprement dite, mais seulement le poil. D'ailleurs nous retrouverons dans toutes les autres feuilles un stade plus ou moins en quadrant à la base du poil (Voir *fig.* 334, 341 et surtout 348 et 354). On arrive donc à cette conclusion que, dans une feuille de 1/20 de millimètre, le poil occupe les 2/3 de la hauteur de la feuille. Cet appendice prend donc son origine avec la feuille elle-même et c'est lui qui présente au début le plus grand développement. Le poil terminal n'est donc pas, comme on pourrait le croire, une excroissance tardive, comme les dents marginales du *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. par exemple. Ceci est un excellent argument de plus pour montrer qu'en général, dans une feuille de Mousse, le développement le plus actif est d'abord à la pointe, puis se déplace progressivement vers la base.

Dans la feuille immédiatement plus âgée que celle décrite précédemment (*fig.* 331 à 336), on constate déjà dans le poil quelques signes de différenciation. Dans les coupes représentées par les figures 331 à 333 les cloisons cellulaires commencent à s'épaissir et les noyaux sont très clairs ainsi que le plasma. Les figures 335 et 336 représentent des coupes dans la feuille proprement dite. La première de ces figures dérive certainement d'un stade correspondant à celui de la figure 329. Dans la figure 329 la cellule médiane N, d'où proviendra certainement la nervure, est extrêmement évasée du côté dorsal, alors qu'elle finit presque en pointe du côté ventral. La première cloison qui vient diviser la jeune nervure est en général une cloison oblique *o* (*fig.* 335). Ce mode de cloisonnement se retrouve constamment dans le haut de la nervure, ainsi que je l'ai constaté dans les 2 dernières feuilles que je décrirai, (voir *o*, *fig.* 349 et 355) et à cette cloison en succède une autre *b* (*fig.* 335, 349 et 355). Un peu plus bas (*fig.* 336) les 2 cloisons qui ont donné naissance à la nervure se coupent. La figure 350, qui appartient à une autre feuille, montre un processus du même genre. Je ne parlerai pas du cloisonnement de la base de cette feuille, ni de celui des 2 suivantes, car je décrirai ce processus très simple pour la dernière feuille étudiée.

Les figures 337 à 342 montrent des coupes dans le poil et la pointe d'une feuille immédiatement plus âgée. Un noyau existe encore dans la cellule de pointe (*fig.* 337) et il est même très gros, comme ceux des cellules sous-jacentes (*fig.* 338 et 339) mais ceux-ci sont en rapport avec la grandeur des cellules qu'ils occupent. La faible importance de leur masse chromatique montre nettement que leur activité multiplicatrice a cessé depuis longtemps. Les figures 339 et 340 indiquent le début des dents *d* du poil. L'épaisseur des parois cellulaires commence à être assez importante.

Les figures 345 et 350 montrent des coupes dans le poil et la pointe d'une feuille appartenant à une autre tige. On peut constater ici, dans les figures 343 à 345, l'épaississement considérable des parois cellulaires, qui ne laissent souvent subsister les lumens qu'à peine, ainsi en *l* (*fig.* 343 à 345). Très rapidement les parois s'amincissent vers la base du poil. J'ai déjà

décrit plus haut le stade en quadrant, qu'on trouve à la base du poil (*fig.* 348) et les premières divisions dans le haut de la feuille (*fig.* 349 et 350):

Les figures 351 à 358 montrent des coupes dans la feuille immédiatement plus jeune, prise sur la même tige. Pour ce qui est du poil, il n'y a rien à signaler qui n'ait été dit au sujet des autres feuilles. Les figures 356 et 357 offrent une structure qui est du même type que celle de la figure 358, mais la cellule fondamentale de droite de la nervure s'y est beaucoup plus développée que celle de gauche. La figure 358 montre de suite que le développement ne diffère pas sensiblement de ceux que nous avons vu jusqu'ici : une première cloison a divisé chaque cellule fondamentale en une partie ventrale et une dorsale. La partie ventrale s'est subdivisée, par une cloison péricline, en donnant une cellule eurycyste D et une cellule ventrale V. La partie dorsale s'est divisée d'abord par une cloison anticline *a*, puis la cellule la plus proche du plan de symétrie s'est subdivisée par une cloison *p* (*fig.* 358). Il y a ainsi formation d'une cellule *S*, qui correspond aux cellules *S'* de la figure 325. Pour arriver à l'état adulte il suffit de supposer que les 2 cellules ventrales se divisent chacune par une cloison péricline, donnant ainsi 2 cellules intercalaires ventrales et 2 cellules épidermiques ventrales. Du côté dorsal les cellules épidermiques dorsales se diviseront encore par quelques cloisons anticlines et périclines, de position variable, et épaissiront leurs parois pour atteindre l'état adulte.

Au point de vue anatomique, l'abbé Morin a fait une assez longue description (page 65 de sa thèse) de la feuille de cette espèce et en figure la coupe transversale (*fig.* 12, planche XI de sa thèse).

Quant à Lorentz il ne parle que de la tige et ne dit rien de la feuille du *Barbula ruralis* Hedw. dans ses Grundlinien (page 420).

Étude de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper.

Je n'ai pas la prétention de décrire le développement complet de la feuille de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, car cette

Mousse a fait l'objet de recherches détaillées, depuis des temps déjà anciens, et récemment Lorch, dans sa thèse, en a remarquablement élucidé le singulier développement. Je vais indiquer rapidement l'historique de cette question, puis je parlerai de l'asymétrie de sa feuille que j'ai découverte, et enfin des maxima de croissance marginale et dorsale dans la jeune feuille.

Hugo Mohl (de Tübingen) publia (34) en 1838 dans le journal *Flora* une étude historique sur les *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. avec en appendice quelques remarques sur la structure du *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper (qu'il appelle *Dicranum glaucum* Hedw.) et de l'*Octoblepharum albidum* (Hedw.). Il a reconnu que la feuille du *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper possédait 3 à 4 couches cellulaires et que le bord était formé d'une seule couche. Ce qui le préoccupe surtout, comme tous les anatomistes qui étudièrent cette Mousse vers cette époque, ce sont les pores dont les cellules vides ou leucocystes (terme employé plus tard par l'abbé F. Morin) sont pourvus. Mohl a reconnu que ce sont bien des perforations et les met en évidence en colorant les membranes par l'iode. Dans certains cas les cercles d'épaississement des membranes cellulaires entourant les pores sont indiqués plus faiblement et ils n'entourent pas alors de vraie perforation des membranes cellulaires. Il a observé aussi que les parois séparant les tissus de la feuille du monde extérieur ne présentent jamais d'ouverture. Les parois perpendiculaires aux surfaces foliaires en posséderaient sans exception et en plus grand nombre que les parois horizontales dont les pores sont souvent fermés. Il décrit aussi le réseau des cellules chlorophylliennes qu'on trouve dans la feuille et leurs anastomoses.

En 1841, l'étude de Treviranus (35) marque un recul car il n'a pas vu les pores sur les cloisons parallèles aux surfaces de la feuille. Il ne pense d'ailleurs pas que ceux-ci soient percés.

En 1842 Schleiden (3) (page 213 de la 1^{re} partie, 1^{re} édition de ses *Grundzüge*) signale que les observations sur les perforations des membranes cellulaires se multiplient.

En 1843 vint le travail étrange de Karl Müller (36). Cet

auteur, 5 ans après les observations si précises de Mohl, ne vit dans les cellules chlorophylliennes que des méats intercellulaires remplis de chlorophylle !

En 1845 Hugo von Mohl (37) dans ses *Vermischte Schriften* ne dit rien de nouveau sur ce sujet.

Le *Leucobryum* Hampe paraissait si bien étudié que Lorentz (11) en 1867 renvoie pour la feuille (page 412) au travail de Karl Müller. Il se refuse pour traiter un pareil sujet, étant donné que l'anatomie des feuilles de ces plantes est trop différente de celle des autres Mousses et demanderait la création d'une terminologie spéciale. De plus il ne sait s'il faut considérer la partie de la feuille qui présente plusieurs couches cellulaires comme une lame foliaire ou comme une nervure.

En 1893 parut la thèse de l'abbé F. Morin (30). Il traite des Leucophanéées ou Leucobryacées de la page 24 à la page 28 et les figure dans les planches 3 et 4. Il remarque que ces plantes sont didyctiées comme les Sphagnacées, c'est-à-dire que leurs feuilles sont formées d'éléments cellulaires de 2 sortes, mais que chez les Leucobryacées on ne trouve pas de fausses cloisons annelées. En ce qui concerne spécialement le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, il prétend que l'assise ventrale multiplie d'abord le nombre de ses couches cellulaires, lorsqu'on a un nombre de couches de leucocystes supérieur à deux. Le nombre normal de couches cellulaires s'élèverait de 4 à 6.

Il faut arriver en 1894 à la thèse de Lorch (38) pour trouver une étude du développement de la feuille des Leucobryacées. Chez le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper (qu'il appelle *Leucobryum vulgare* Hampe) il décrit d'abord la structure anatomique, disant qu'à la base les feuilles sont à 3 couches cellulaires, que ce nombre s'élève vers le milieu jusqu'à 8 et diminue de nouveau vers la pointe. Il signale qu'il peut y avoir plusieurs couches de cellules chlorophylliennes (fait mentionné déjà par Schimper dans la *Bryologie Européenne* mais contesté depuis par Limpricht dans sa flore). Lorch en a observé jusqu'à 3. La bordure, formée d'une seule couche de cellules hyalines, s'étend depuis la base jusque vers le milieu de la feuille. Les cellules vertes se toucheraient, en formant une lame continue à la sortie de la feuille de la tige, puis elle s'écarte-

raient les unes des autres dans la partie basilaire et moyenne d'une distance égale à peu près à leur largeur et convergeraient finalement vers la cellule terminale de la feuille. Ces cellules vertes seraient seulement un peu plus longues que larges vers la pointe de la feuille ; elles atteindraient leur plus grande longueur vers le milieu et se raccourciraient notablement vers la base. Pour voir les anastomoses entre les rangées de cellules chlorophylliennes il conseille de tremper la feuille dans une solution alcoolique de rouge congo ; on doit chauffer la feuille dans le colorant, puis la laver avant l'examen microscopique. Ces anastomoses se rencontreraient surtout entre les cellules vertes courtes de la base et du sommet qui posséderaient 3, 4 et même 5 anastomoses sur une même cellule.

Lorch décrit la formation des divers tissus de la feuille. Pour comprendre cette description je prie de se reporter à ma figure 359. C'est une coupe passant par le point végétatif d'une jeune tige. Si l'on regarde la partie gauche de la feuille 5, par exemple, on constate que chaque cellule de la lame foliaire à une seule couche s'est divisée généralement par 2 cloisons, qui ne sont pas tout à fait parallèles aux surfaces foliaires. La feuille présente alors 3 couches cellulaires en épaisseur. C'est la couche médiane qui donnera les cellules chlorophylliennes. Les cellules externes ou futures cellules hyalines grandissant beaucoup plus que les futures cellules chlorophylliennes, viennent s'insinuer entre ces dernières et les séparent complètement dans la partie médiane de la feuille adulte. Ma figure 368 montre une coupe dans une feuille très développée. Les cellules vertes sont les petits losanges noirs. La cellule verte médiane *m*, qui est légèrement en arrière des autres, présente également une forme spéciale. Les bords *b* sont formés d'une seule couche de petites cellules hyalines. Ce bord représente la lame foliaire d'après Cardot. Les figures 359 et 360 montrent un certain nombre de stades jeunes du développement. C'est ainsi que, dans la feuille 5, les cellules *cd* marquent pour les cellules vertes le stade que Lorch a qualifié d'hexagonal, car ces cellules se présentent en coupe sous la forme d'un hexagone. D'après Lorch, lorsque les cellules hyalines se multiplient pour donner plus de 3 couches cellu-

lares, c'est du côté dorsal que se produirait cette multiplication. Ceci est en contradiction avec les assertions de l'abbé Morin. Les divisions dans les cellules hyalines apparaîtraient ensuite alternativement sur les faces ventrale et dorsale de la feuille.

Je souligne ici la constatation de Lorch : que la poussée des cellules hyalines écartant les cellules vertes commence par la pointe de la feuille. Ici donc, comme dans toutes les Mousses, c'est encore de la pointe de la feuille que part la différenciation.

En 1899 Correns (39), dans son énorme travail sur la reproduction asexuée des Mousses, étudie aussi le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper. Les cellules vertes qui affleurent à la surface (voir *n* dans ma figure 360), surtout vers la pointe de la feuille, constitueraient des nématogones : il appelle ainsi les cellules qui peuvent bourgeonner en donnant un filament protonématique ou des rhizoïdes. Il cite une phrase de Lorch (*loc. cit.*, page 447) où cet auteur prétend que les cellules vertes sont toujours séparées du monde extérieur par des cellules hyalines. Correns a constaté que, dans les feuilles périchétiales du *Leucobryum* Hampe, c'est du dos de la feuille, à mi-hauteur, que sortent les rhizoïdes. En ce qui concerne les feuilles-propagules (Brutblätter) elles posséderaient des nématogones placées vers la pointe à l'intérieur et vers la base à l'extérieur.

En 1900 J. Cardot (40) publia un remarquable travail sur l'anatomie comparée des Leucobryacées. Il y étudie les 5/6 des 176 espèces connues alors. Il considère la partie de la feuille formée de plusieurs couches comme la nervure, tandis que le limbe à une seule couche forme une lame foliaire très réduite. Nous avons vu que c'était également l'opinion de Lorentz. Cardot signale que De Notaris l'avait émise en 1869 (Epilogo, p. 285) puis qu'elle avait été soutenue par Lindberg et adoptée par Braitwaite (Britisch Moos-Flora), par Dixon (Handbook of british Mooses) et par Husnot (Muscologia gallica). Je n'analyserai pas plus longuement ce travail qui ne traite pas d'embryologie. Je signalerai seulement qu'on y trouve un exposé très clair de l'anatomie comparée si spéciale de ce groupe singulier de Mousses, qui a obligé l'auteur à créer quel-

ques termes techniques nouveaux, dont il donne l'explication.

Je dirai enfin que le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper est une espèce assez polymorphe. C'est pourquoi Burrel (41) et Ljubitzkaia (42) ont publié des recherches sur ses formes et leur répartition géographique.

Malgré les nombreux travaux anatomiques et embryologiques dont je viens de parler j'ai trouvé encore une particularité importante du développement qui, non seulement n'avait pas encore été signalée dans cette espèce, mais dont l'existence avait même été niée par Lorch. Je veux parler de l'asymétrie foliaire qui, bien que difficile à voir, amène une torsion très nette des feuilles; j'ai écrit sur ce sujet une note à l'Académie des Sciences (43). Or, ce qu'il y a de plus curieux, c'est que Lorch avait étudié avec de grands détails ce genre d'asymétrie foliaire chez le *Polytrichum* Dill. Dans sa Monographie biologique des Polytrichacées (19) Lorch exprime son étonnement de rencontrer une apparition asymétrique des cloisons cellulaires dans la feuille de *Polytrichum* Dill., alors que dans les *Leucophanéas*, dont il avait fait l'objet de sa thèse, la symétrie la plus rigoureuse présiderait à l'apparition des cloisons. Je reconnais que, si l'on n'y regarde pas de très près, les feuilles du *Leucobryum* Hampe paraissent bien symétriques. Mais j'ai constaté cette asymétrie de 3 manières différentes.

J'ai tout d'abord effectué sur les coupes transversales successives d'un certain nombre de feuilles des numérations des cellules chlorophylliennes des parties droite et gauche. Cette opération est rendue facile par le fait suivant: si l'on examine la figure 368, par exemple, on constate que, vers le milieu de la feuille, il y a une cellule verte *m*, de coupe rectangulaire et située un peu plus près du côté dorsal de la feuille que les autres cellules chlorophylliennes. On retrouve une cellule semblable dans presque toutes les coupes de feuilles adultes. Cette cellule *m*, qui marque le plan de symétrie de la feuille, sépare nettement la partie droite de la partie gauche. J'ai donc compté, dans chaque coupe d'une même feuille, le nombre de cellules vertes à droite et le nombre de cellules vertes à gauche de la cellule centrale *m*. J'ai obtenu ainsi des séries de chiffres. J'ai alors

compté le nombre de coupes d'une même feuille qui possédaient autant de cellules chlorophylliennes à droite qu'à gauche, puis celles qui en possédaient plus à droite qu'à gauche et enfin celles qui en possédaient plus à gauche qu'à droite. J'ai numéroté comme toujours mes feuilles en commençant par la plus jeune. J'ai trouvé, par exemple, pour la feuille 12, dont j'ai pu examiner à peu près toutes les coupes jusqu'à la base, que dans 189 coupes le nombre des cellules chlorophylliennes était plus élevé à droite, dans 70 il l'était plus à gauche et dans 151 il y avait égalité. Pour la feuille 8, dont je n'ai examiné que la pointe, il y avait dans 107 coupes prédominance du côté droit, dans 15 du côté gauche et dans 21 égalité. Je n'ai pu faire des calculs complets, car dans mes coupes les feuilles étaient souvent détériorées à la base.

Un second procédé m'a permis de constater l'asymétrie: c'est d'examiner simplement au faible grossissement du microscope la coupe d'un bourgeon entier de *Leucobryum* Hampe. Les figures 362 à 365 montrent des coupes d'une même pointe de tige faites à quelque distance les unes des autres et orientées de même. La figure 362 montre la coupe de la tige au milieu des coupes de feuilles. Les coupes 363, 364 et 365 ont été faites de plus en plus près du sommet. Nous constatons, en suivant les coupes successives d'une feuille quelconque, que chaque feuille subit une torsion qui amène sa pointe à présenter sa face dorsale du côté de la tige au lieu de sa face ventrale. La feuille la plus typique à cet égard est la feuille 13. Cette torsion est due simplement à un développement plus intense du côté droit de la feuille. Mais ces contours de coupes (*fig.* 362 à 365) ne nous indiquent pas si cet accroissement plus grand du côté droit est dû à la simple croissance des cellules ou à leur multiplication.

Ma troisième méthode d'investigations nous montrera qu'il y a une multiplication plus active et une différenciation plus précoce des cellules du côté droit. Elle consiste à examiner des coupes de jeunes feuilles, faites vers leur base, à un assez fort grossissement. La figure 359, qui passe par la cellule initiale d'une tige de *Leucobryum* Hampe entourée de ses feuilles,

nous montre un certain nombre de telles coupes. J'ai marqué par un trait renforcé la cloison médiane dans les feuilles 3, 4 et 5. Considérons la feuille 5. Nous voyons de suite que le côté droit est bien plus long que le gauche. De plus celui-ci est bien plus différencié. Nous voyons en effet 10 futures cellules chlorophylliennes *cd* à droite, contre 6 futures cellules chlorophylliennes *dg* à gauche, arrivées au stade dit hexagonal par Lorch. Si l'on examine la coupe de la même feuille pratiquée 15 micra plus haut (A, *fig.* 360), on voit qu'il y a 14 cellules chlorophylliennes à droite, contre 12 à gauche et que, de plus, le nombre des cellules indivises qui forment la lame foliaire est de 8 du côté droit *d* (*fig.* 360) et de 4 du côté gauche *g* (*fig.* 360). La multiplication cellulaire est donc bien plus active du côté droit. La figure 360 montre en B une coupe dans la même feuille faite 90 micra plus haut que celle représentée en A. On constate qu'il y a 9 cellules chlorophylliennes à droite et 8 seulement à gauche, en comptant le nématogone *n*. La feuille 4 montre que le côté droit est bien plus long que le gauche, mais les cloisonnements sont peu réguliers. Dans la feuille 3 au contraire, nous voyons à droite de la nervure 4 futures cellules chlorophylliennes au stade hexagonal, tandis qu'il n'y en a que 2 à gauche.

Au sujet du développement de la feuille du *Leucobryum* je ferai encore quelques remarques. La première, c'est que l'on constate sur le bord de chaque jeune feuille une grande cellule pourvue d'un gros noyau (voir feuille 5 à ses 2 extrémités, feuille 4 de même et feuille 3 surtout à droite). Ce noyau possède souvent aussi une grosse masse chromatique (voir feuille 3 à droite) et ces grandes cellules sont en général précédées de cloisons cellulaires très rapprochées (voir surtout *d* dans A de la figure 360). La feuille de *Leucobryum* Hampe présente donc une croissance marginale très nette au début de son développement.

Les coupes longitudinales de feuilles ont l'avantage de nous montrer que le côté dorsal des très jeunes feuilles présente un développement plus rapide que le côté ventral, ce qui amène les feuilles à se recourber de ce côté et à protéger le point végétatif. C'est ainsi que la figure 361, qui repré-

sente une coupe longitudinale de feuille, présente 15 cellules formant le côté dorsal contre 10 du côté ventral. La couche moyenne est formée de 10 cellules dont 2 sont en voie de division, ce qui fera 12 cellules. Les figures 366 et 367 nous montrent bien ce recourbement des feuilles sur leur côté ventral (surtout en F, *fig.* 367).

Ces figures 366 et 367 représentent des coupes longitudinales passant par les cellules initiales de 2 tiges. La figure 367 nous montre une jeune feuille *f* vue de face, munie au sommet de son initiale à 2 pans. On voit que, dans les jeunes segments, ce sont les cloisons périclinales, telles que *p*, qui apparaissent en premier lieu. Le noyau de l'initiale N de la tige de la figure 367 a un diamètre de 9 micra et une masse chromatique de $3^{\mu},7$. Le noyau *n* de l'initiale de la feuille *f* (*fig.* 367) a une forme d'ellipse, allongée suivant le plan de symétrie de la feuille, et dont le grand axe a $6^{\mu},1$ le petit axe $5^{\mu},2$. La masse chromatique a $3^{\mu},3$. Les dimensions de ce noyau sont donc bien plus faibles que celles du noyau de la tige. Les noyaux des jeunes segments détachés par l'initiale sont nettement plus petits, ainsi celui de la première cellule à gauche *g* a un diamètre de $3^{\mu},8$ et une masse chromatique de $1^{\mu},6$.

Le noyau de l'initiale N de la tige, représenté dans la figure 366, a des diamètres de 10μ et $8^{\mu},3$, sa masse chromatique a $3^{\mu},3$. Le noyau de la cellule terminale de la feuille *f*₂ (*fig.* 366) a $8^{\mu},8$ sur $6^{\mu},6$ et une masse chromatique sensiblement égale à celle de la tige. Le noyau de l'initiale de la feuille *f*₁ a un contour sphérique de $7^{\mu},2$ de diamètre et sa masse chromatique a encore $3^{\mu},3$ de diamètre.

Si l'on calcule le rapport $\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume de la masse chromatique}}$ on obtient pour l'initiale de la tige 20,96, pour l'initiale de la feuille *f*₁ 10,38, pour celle de la feuille *f*₂ 12,70. Les noyaux des initiales des très jeunes feuilles ont donc relativement plus de chromatine que le noyau de la cellule initiale de la tige, ce qui serait un signe de plus grande activité fonctionnelle.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Avant que j'aie entrepris des recherches sur le développement de la feuille des Mousses, l'état de la question était le suivant :

De 1845 à 1855 une vive polémique [(2) (3) (4) (7)] s'engagea entre Schleiden et Nägeli sur la question de savoir si la feuille des Mousses présentait une croissance apicale ou basilaire.

Schleiden soutint que la pointe de la feuille est toujours la partie la plus âgée et que cet organe serait en quelque sorte comme poussé (*hervorgeschoben*) hors de la tige. L'un de ses meilleurs arguments fut l'emploi du réactif iodo-ioduré sur les jeunes feuilles du *Sphagnum* (Dill.) Ehrh.. Il prétendit que les membranes cellulaires de la pointe des feuilles, même très jeunes, de cette plante présentent toujours des réactions de membranes âgées.

Nägeli au contraire explique la formation de toute la feuille par le moyen du fonctionnement d'une cellule initiale à 2 pans placée à la pointe de l'organe.

Hofmeister (6) en 1851 considéra, avec juste raison, que la feuille pousse d'abord au moyen de son initiale, puis par croissance intercalaire (Pour les *Sphagnum* (Dill.) Ehrh. il ne croit pas néanmoins à une croissance basilaire après extinction de l'activité de l'initiale).

En 1863 Lorentz (10) étudia *Fissidens* Hedw., *Polytrichum* Dill. et *Fontinalis* (Dill.) L. et en 1867 *Timmia austriaca* Hedw. Ces travaux sont fondamentaux pour l'étude du développement de la nervure.

En 1867 Berggren (26) publia une description anatomique et embryologique du développement de la feuille des Andréales et Kühn (28) en 1870 étudia *Andreaea petrophila* Ehrh.. Berg-

gren (29) en 1872 analysa la thèse de Kühn et résuma ainsi les connaissances de son temps sur ce sujet: chez toutes les Andréales à nervure, sauf chez *Andreaea nivalis* Hook. la feuille posséderait une initiale à un seul pan. Les espèces dépourvues de nervure auraient, au contraire, toujours une initiale à 2 pans sauf l'*Andreaea alpina* Hedw. et les formes à feuilles étroites de l'*Andreaea petrophila* Ehrh. (Cette dernière découverte a été faite par Kühn).

En 1892 Gœbel (32) étudia la curieuse feuille de *Buxbaumia* Haller qui ne présente jamais de cellule initiale.

Lorch (38), en 1894, élucida magistralement le développement de la feuille si particulière du *Leucobryum* Hampe, dans sa thèse sur les Leucophanéés; mais il ne vit pas dans ces plantes l'asymétrie foliaire qu'il décrivit si bien plus tard, en 1908, chez *Polytrichum* Dill..

Enfin Jongmans (33), en 1907, cita quelques cas où l'initiale de la feuille des Mousses a une existence éphémère.

Gœbel (22) en 1915 exprima dans son Organographie l'idée fort juste, trouvée déjà par Hofmeister, que la feuille des Mousses possède d'abord une croissance due à une initiale puis qu'à celle-ci succède une croissance intercalaire.

C'est à cette opinion que je me rallie. J'estime que la cellule initiale d'une feuille ne fonctionne que très peu de temps. Les arguments nouveaux que j'apporte sont d'abord de nature cytologique. La substance chromatique des noyaux des initiales de Mousses se rassemblant en général en une seule masse sphérique, il m'a été facile d'en estimer l'importance. C'est ainsi que chez le *Mnium undulatum* (L.) Weis le diamètre du noyau de la cellule initiale d'une tige était de $7^{\mu},7$ et le diamètre de sa masse chromatique de $4^{\mu},4$. J'ai étudié aussi 3 jeunes feuilles de cette même tige dont les longueurs étaient à peu près de 20, 30 et 60 micra. Le diamètre des initiales de leurs noyaux étaient respectivement de $7^{\mu},7$ — $7^{\mu},2$ — $4^{\mu},4$ — $3^{\mu},8$ à $4^{\mu},4$ et pour les masses chromatiques $4^{\mu},4$ — $3^{\mu},8$ — $2^{\mu},2$ — $1^{\mu},3$ à $2^{\mu},2$. On voit donc que les dimensions absolues des noyaux diminuent. J'ai calculé pour chaque noyau le rapport
$$\frac{\text{volume du noyau}}{\text{volume de la masse chromatique}}$$
 J'ai obtenu ainsi

5,3 pour le noyau de l'initiale de la tige, 6,8 pour celui de l'initiale de la feuille de 20 micra de long, 8 pour celui de la feuille de 30 micra et 12,9 pour celui de la feuille de 60 μ . J'ai cité plus haut les mesures du même genre que j'ai faites pour *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. et *Barbula ruralis* Hedwig. Dans mon étude d'*Andreaea crassinervia* Bruch, on se rappelle que, dès la seconde feuille (d'une longueur de 1/20 de millimètre), le noyau de l'initiale foliaire ne se distinguait déjà plus des autres noyaux de ce jeune organe. Or l'on sait qu'une cellule dont le noyau se divise souvent possède une masse chromatique considérable. La réduction rapide de la substance chromatique dans le noyau des initiales de feuilles indique donc la disparition de leur faculté reproductrice.

J'ai montré au cours de ce travail, dans toutes les espèces que j'ai étudiées, que les cellules de la pointe de la feuille présentaient de bonne heure des signes de différenciation coïncidant avec un appauvrissement de leur contenu cellulaire et une transformation de leur membrane, qui s'épaissit et change de composition chimique. C'est surtout dans mon étude de *Dicranum scoparium* (L.) Hedw., *Atrichum undulatum* P. Beauv. et *Barbula ruralis* Hedwig que l'on a vu un épaississement considérable empâter les membranes de la pointe foliaire (Chez *Barbula ruralis* Hedwig cette pointe est un poil).

Dans les Andréales une coloration brune apparaît à la pointe des feuilles; puis elle gagne la base en se propageant plus vite le long de la nervure et des bords. Sur les coupes transversales c'est le centre et la face ventrale de la nervure qui en restent le plus longtemps indemnes. Dans les préparations traitées par le mélange vert d'iode, fuchsine, bleu de méthyle et congocorinthe, j'ai observé toujours le premier signe de la différenciation des membranes sous forme d'une coloration violette. Celle-ci apparaît d'abord, chez les Andréales par exemple, sous forme de points à l'angle des cellules, à l'endroit où se rencontrent les lamelles moyennes, puis elle gagne les lamelles moyennes et enfin toute la membrane. Cette coloration se produit, comme toutes les différenciations, d'abord à la pointe des feuilles. J'ai rarement pu observer la coloration verte, car je ne coupais pas

de feuilles très âgées. Je l'ai pourtant examinée spécialement dans le *Diphyscium foliosum* Mohr, que je n'ai pas décrit dans ce travail. Les vieilles membranes ayant en général une coloration naturelle, on voit mal la coloration verte.

J'ai constaté aussi la continuation du développement dans la base de la feuille, alors qu'il avait cessé depuis longtemps dans la pointe. On peut se rendre compte de ce fait en regardant la planche photographique I qui figure les stades du développement de la feuille de l'*Andreaea crassinervia* Bruch : dans les plus petites feuilles on ne voit pas encore la gaine qui formera la région basilaire. Il faut arriver aux feuilles VII et VIII pour voir le développement de cette partie. L'étude du *Barbula ruralis* Hedwig m'a montré que l'ébauche du poil existe dès la naissance de la feuille et que celui-ci prend d'abord un plus grand développement que celle-là : conclusion en accord avec la description de Debat s'appliquant à d'autres *Barbula* Hedwig pilifères. Cet auteur a été frappé du fait que les jeunes feuilles apparaissent sous forme de poil avant que la lame foliaire ait atteint un développement appréciable. Le poil terminal des feuilles n'est donc pas, comme les dents des marges, une différenciation ultime et d'ordre secondaire, mais cet appendice n'est autre chose que l'extrémité de la feuille très amincie.

J'ai repris l'étude du *Mnium punctatum* (L. Schreb) Hedw. cité par Nägeli comme exemple de Mousse dont la croissance apicale persiste alors que la croissance basilaire s'est éteinte. En réalité l'initiale de cette feuille disparaît de très bonne heure et devient même impossible à retrouver dans des stades encore très jeunes, ainsi que je l'ai montré. Il est vrai que les dernières cellules qui doivent se diviser se trouvent vers la pointe et les marges, mais ceci est une simple particularité spécifique, due à ce que la feuille de cette espèce doit atteindre une forme arrondie à l'état adulte.

J'ai fait voir qu'au début la lame foliaire reste assez en retard dans son développement. C'est ainsi que les jeunes feuilles du *Mnium undulatum* (L.) Weis (voir planche photographique n° II) apparaissent d'abord sous forme de masses, constituées presque uniquement par la nervure, tandis

que la lame foliaire ne prend un développement important qu'assez tard. La planche photographique I, qui représente des feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, démontre le même fait. La nervure n'est donc pas, comme on pourrait le penser à priori, un épaississement de la lame foliaire suivant sa ligne médiane ; c'est bien plutôt la lame foliaire qui n'apparaît que comme un appendice de la nervure, se manifestant d'abord à sa base et gagnant la pointe.

Au sujet du développement de la nervure, j'ai étudié avec grand détail l'*Andreaea crassinervia* Bruch. J'ai montré par là l'utilité des coupes en série, qui permettent de comparer les parties homologues de feuilles à divers stades de leur développement. J'ai fait voir ainsi que la pointe de la feuille, dont la coupe transversale est circulaire, dérive d'un stade dit en quadrants, foncièrement différent du stade dit en éventail, d'où dérive le reste de la feuille de cette *Andreaea*, et la plus grande partie des feuilles de Mousse en général.

Le développement de la nervure des Bryales avait été décrit dans ses grandes lignes par Lorentz. Cet auteur dit que le nombre de cellules fondamentales d'une nervure adulte est égal au nombre des eurycystes, car il n'aurait observé que très rarement la division de ceux-ci par des cloisons radiales [Il ne cite comme exemple que le *Bryum turbinatum* (Hedw.) Br. Eur. dans ses Grundlinien. Il avait pourtant figuré et remarqué chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. un fait semblable.] J'ai pu observer chez *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. et *Mnium punctatum* (L. Schreb) Hedw. de telles divisions.

Lorentz n'a étudié que le *Timmia austriaca* Hedwig et le *Polyptrichum* Dill. au sujet de l'origine des sténocystes (mais dans ce dernier cas les sténocystes sont très particulières). Elles proviendraient, chez *Timmia* Hedwig, d'une cellule-mère dérivée, selon lui, par division d'une cellule de la couche la plus interne des cellules dorsales au moyen d'une cloison péricleine. J'ai observé dans les 2 *Mnium* Dill. étudiées et dans *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. que les sténocystes proviennent de 2 cellules-mères appartenant à 2 cellules fondamentales différentes. Dans le *Mnium undulatum* (L.) Weis, ce sont les 2 premières cloisons péri-

clines, apparaissant dans les 2 cellules dorsales primordiales médianes, qui délimitent dorsalement le groupe de sténocystes, alors que les cloisons des cellules fondamentales en marquent les limites latérales (voir cellules en grisé dans la figure 193). Dans le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. et la *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth. les cellules correspondant aux cellules-mères des sténocystes du *Mnium undulatum* (L.) Weis se divisent encore par une cloison anticline et ce sont seulement les 2 cellules placées contre le plan médian qui seront les cellules-mères des sténocystes (voir E, figure 201). Les cellules correspondant aux cellules-mères des sténocystes dans les autres cellules fondamentales voisines, et que j'ai désigné par A dans mes dessins et schémas (fig. 191, 202 et dans *f*₁₆, fig. 190) restent longtemps indivises.

Pour le *Dicranum scoparium* (L.) Hedw. j'ai trouvé un développement ressemblant à celui des Campylopodées décrites par Lorentz, en partie d'après Sven Berggren. Quand à l'*Atrichum undulatum* P. Beauv. il rappelle naturellement le *Polytrichum* Dill.

J'ai étudié le développement du poil terminal des feuilles dans le *Barbula ruralis* Hedwig. J'ai montré la formation d'un stade en quadrants, qu'on trouve constamment à la base du poil.

C'est dans le *Mnium punctatum* (L. Schreb.) Hedw. que j'ai pu observer le développement des marges foliaires à plusieurs couches. J'ai montré que l'apparition de cette formation se fait d'une façon discontinue, à peu près simultanément de la base à la pointe de la feuille et ne se produit qu'au moment où cet organe a déjà un certain développement : c'est un simple épaississement de la lame foliaire. Ces formations n'ont donc aucun rapport avec la nervure médiane, quant à leur embryogénie, et c'est à tort que Nägeli les désigne sous le nom de nervures marginales.

J'ai découvert dans l'*Andreaea crassinervia* Bruch et dans l'*Andreaea angustata* Lindberg des initiales à 2 pans chez certaines jeunes feuilles (Voir figure 116 pour *Andreaea crassinervia* Bruch et figures 137 à 139 pour *Andreaea angustata* Lindberg) alors que toutes les feuilles de ces espèces ont en général une initiale à un seul pan. Ce fait est à rapprocher de

celui trouvé par Kühn dans l'*Andreaea petrophila* Ehrh., espèce sans nervure qui présenterait des initiales à un seul pan dans ses feuilles étroites, alors que les feuilles larges posséderaient des initiales à 2 pans comme la majorité des Andrées à nervures. Dans les Andrées à nervure que j'ai étudiées ce sont les feuilles qui deviendront larges et engainantes, comme les périchétiales ou les périgoniales, qui doivent posséder une initiale à 2 pans à certains moments de leur développement. On comprend en effet qu'une initiale à 2 pans donne une lame large en forme de coin tandis que les initiales à un pan donnent plutôt des formations aciculaires, telles que les feuilles normales des Andrées à nervure. C'est pourquoi je n'ai trouvé qu'une fois l'indication d'une initiale à 2 pans chez *Andreaea crassinervia* Bruch, à feuilles épaissies vers le haut, tandis que j'en ai trouvé plusieurs chez *Andreaea angustata* Lindberg, à feuilles toujours plus aplaties.

Enfin j'ai observé, dans toutes les espèces que j'ai étudiées, une asymétrie foliaire se manifestant surtout à la base de la feuille (48). Cette asymétrie est due au recouvrement des feuilles les unes par les autres. Le côté recouvert, étant gêné dans son développement, atteint une évolution moins avancée. Lorch avait fort bien décrit cette asymétrie dans la feuille de *Polytrichum* Dill. et l'attribuait à « l'empiétement de la paroi segmentaire en direction anodique » ; en d'autres termes à ce que la cloison qui apparaît dans l'initiale de la tige pour détacher un jeune segment n'est pas parallèle à une face de l'initiale, ce qui fait que les jeunes segments ont un côté plus épais que l'autre. Mais, ainsi que l'a fait remarquer Hofmeister, la paroi qui apparaît dans le jeune segment pour en détacher la cellule initiale d'une feuille compense, par son orientation, l'asymétrie du segment et l'ébauche de la jeune feuille est souvent symétrique. La feuille ne deviendra asymétrique que plus tard, par suite du recouvrement des feuilles l'une par l'autre. Mais comme ce recouvrement est, en somme, une conséquence de l'empiétement de la paroi segmentaire apparaissant dans l'initiale, l'asymétrie foliaire dépend indirectement de cet empiétement. Toutes les Mousses dont les feuilles ne sont pas disposées sur 3 rangs doivent donc présenter cette

asymétrie. Il est par conséquent remarquable que Lorch ne soit pas surpris de ne pas l'avoir rencontrée dans le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper. J'ai pu montrer cette asymétrie par 3 procédés différents. J'ai fait voir également que, dans les très jeunes feuilles de cette espèce, la croissance est surtout dorsale et marginale.

En résumé les résultats principaux de ce travail sont les suivants :

1° La feuille des Mousses n'effectue sa croissance au moyen d'une cellule initiale que tout au début de son développement

2° L'activité multiplicatrice se déplace, au cours de l'ontogénèse foliaire des Mousses, de la pointe à la base de la feuille

3° La pointe de la feuille se différencie de très bonne heure.

4° Certaines Andréales à nervure comme l'*Andreaea crassinervia* Bruch et l'*Andreaea angustata* Lindberg peuvent posséder quelquefois une initiale à 2 pans dans leur feuille. Ces faits, ajoutés aux observations de Kühn (28) et de Berggren [(26) et (29)] à ce sujet, montrent chez ces végétaux archaïques une tendance très nette vers le mode de croissance foliaire des Mousses plus évoluées.

5° J'ai prouvé par l'embryogénèse du *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig que les marges foliaires ne sont nullement comparables aux nervures.

6° J'ai étudié l'origine du groupe des cellules sténocystes chez diverses Mousses et ai constaté qu'elle n'était pas toujours la même.

7° Enfin j'ai découvert l'asymétrie foliaire chez *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, qui avait été niée par Lorch (38), et ai ainsi apporté un nouvel argument à sa généralité chez les Mousses.

Fait au laboratoire de Botanique de l'Université de Berne (années 1916 à 1918);

Et au laboratoire de Botanique (Organographie et Physiologie) du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris.

BIBLIOGRAPHIE

1. CHARLES MORREN, Recherches sur le tissu cellulaire des Mousses, et en particulier sur celui des *Hypnum*. Publié de la page 68 à la page 82 avec 1 planche dans le *Bulletin de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, volume VIII, n° 2, séance du 6 février 1841.
2. CARL NÄGELI, Wachsthumsgeschichte der Laub und Lebermoose dans *Zeitschrift für wissenschaftliche Botanik*, par M.-J. Schleiden und Carl Nägeli. Zweites Heft, Zürich, 1845.
3. MATTHIAS-JACOB SCHLEIDEN (a. ö. Professor zu Jena); *Grundzüge der wissenschaftlichen Botanik nebst einer methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze*. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann. Erste Auflage; Zweiter Teil, 1843. Zweite Auflage, Zweiter Teil, 1846. Dritte Auflage, Zweiter Teil, 1850. Vierte Auflage, 1861.
4. M.-J. SCHLEIDEN, *De notione folii et caulis*. Programma quo ad audiendam orationem die XXIV M Julii Hora XI munus professoris medicinae ordinarii sibi demandati rite auspicaturus observatissimi invitat M.-J. Schleiden D. Jenae. — Typis Branii MDCCCXLIX. — Thèse de 10 pages. La description du développement de la feuille du *Sphagnum squarrosum* Pers. se trouve de la page 7 à la page 10.
5. WILLIAM-PHILIPPE SCHIMPER, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes, publié dans le tome XV des *Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences*, 1857.
6. WILHELM HOFMEISTER, *Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptopamen (Moose, Farrn, Equisetaeen, Rhizocarpeen und Lycopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen*, publié à Leipzig chez Friedrich Hofmeister en 1851.
7. CARL NÄGELI UND CARL CRAMER, *Pflanzenphysiologische Untersuchungen*. Zürich, 1855, chez Friedrich Schulthess.
8. WILLIAM-PHILIPPE SCHIMPER, Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des Sphaignes (*Sphagnum* L.). Paris, Imprimerie Impériale, 1857, extrait du tome XV des *Mémoires présentés par divers savants à l'Académie*.

- mie des Sciences (Pour le développement de la feuille, voir de la page 33 à la page 36).
9. DR. WILLIAM-PHILIPPE SCHIMPER, *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Torfmoose (Sphagnum) und einer Monographie der in Europa vorkommenden Arten dieser Gattung*. Stuttgart, E. Schweizerbart's Verlagshandlung, 1858 (Il traite du développement de la feuille de la page 39 à 41).
 10. PAUL-GÜNTHER LORENTZ, *Studien über Bau und Entwicklungsgeschichte der Laubmoose*, avec planches I à IV, 1863. C'est la première partie d'un ouvrage formé de 3 parties reliées ensemble en 1864 sous le titre de *Moostudien* à Leipzig.
 11. P.-G. LORENTZ, *Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose*, publié dans le volume VI des *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik* herausgegeben von Dr. N. Pringsheim. Leipzig, 1867-1868.
 12. P.-G. LORENTZ, *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Timmia austriaca* avec la planche X dans le *Botanische Zeitung*, année 1867, n° 47 du 22 novembre 1867, pages 369 à 374.
 13. P. G. LORENTZ, *Studien zur Naturgeschichte einiger Laubmoose* (Vorgelegt in der Sitzung vom 5 Juni 1867) (Mit 6 Tafeln 17-22), publié de la page 657 à 686 dans les *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*, 1867.
 14. P.-G. LORENTZ, *Studien zur vergleichende Anatomie der Laubmoose*, publié dans le journal *Flora* appelé encore *Allgemeine botanische Zeitung*, Regensburg, 1867, n° 16, pages 241 à 248, n° 17, pages 257 à 264, n° 19, page 289 à 297, n° 20, pages 305 à 313. Dans une seconde série il étudie l'anatomie comparée de quelques Funariacées et Splachnacées dans n° 33, pages 526 à 528, n° 34, pages 529 à 540, n° 35, pages 545 à 558.
 15. HUBERT LEITGEB, *Zur Kenntniss des Wachsthum's von Fissidens* (Mit 2 Tafeln), publié dans les *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, LXIX Band. I Abtheilung. Jahrgang, 1874, pages 47 à 69. V Sitzung vom 12 Februar, 1874.
 16. L. DEBAT, *De l'évolution des organes appendiculaires chez les Fissidentiacées*, publié de la page 13 à la page 15, avec 1 planche dans les *Annales de la Société botanique de Lyon*, 5^e année (1876-1877), séance du 16 novembre 1876. Paru à Lyon en 1878.
 17. L. DEBAT, *Recherches sur le développement des filaments et des lamelles chez les feuilles des « Barbula », des « Pottia » et des « Polytichacées »*, publié de la page 151 à la page 169 avec 2 planches dans les *Annales de la Société botanique de Lyon*, 5^e année (1876-1877), séance du 3 mai 1877. Paru à Lyon en 1878.

18. KARL GOEBEL, Archegoniatenstudien. 1. Die einfachste Form der Moose. Publié de la page 92 à la page 104 dans le volume 76 (Ergänzungsband zum Jahrgang, 1892) de *Flora oder allgemeine botanische Zeitung*, Marburg.
19. DR. WILHELM LORCH, Die Polytrichaceen. Eine biologische Monographie (*Abhandlungen der Königlich bayerische Akademie der Wissenschaften*, 2^{te} Klasse XXIII, 1908, p. 445-446 avec 65 figures).
20. WILHELM HOFMEISTER, *Allgemeine Morphologie der Gewächse* (page 529 pour le développement de la feuille de *Sphagnum* et page 530 pour celui de *Mnium punctatum* qu'il appelle *undulatum* par erreur). Cet ouvrage est la première partie, 2^e section, du *Handbuch der Physiologischen Botanik* fait en collaboration avec A. de Bary, Th. Irmisch et J. Sachs. Publié par W. Hofmeister.
21. CARL MÜLLER, « Musci » dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten...*, begründet von A. Engler und K. Prantl. I Teil-Abteilung 3. I Hälfte. Leipzig, 1909 (pages 187 à 202 pour le développement de la feuille des Mousses).
22. KARL GOEBEL, *Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen*, Zweite Auflage. Zweiter Teil. Heft I, Bryophyten. Iena, 1915.
23. REYNOLDS VAIZEY, On the absorption of water and its relation to the constitution of the cell wall in Mosses (*Annals of Botany*, vol. I, 1887-88, p. 147-152).
24. ROBERT MIRANDE, Sur le carmin aluné et son emploi, combiné avec celui du vert d'iode, en histologie végétale. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, année 1920.
25. JACQUES POTTIER, *Sur la dissymétrie de structure de la feuille du Mnium spinosum* (Voit.) *Schwägrichen*. Berne, 1917.
26. SVEN BERGGREN, Studier öfver moosornas byggnad och utveckling af S. Berggren, 30 pages et 2 planches dans les *Acta Universitatis Lundensis* (Lunds Universitets Års Skrift för År, 1867).
27. K. GUSTAV LIMPRICHT, *Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz unter Berücksichtigung der übrigen Länder Europas und Sibiriens*. C'est le 4^e volume (Vierter Band) de la grande flore de Rabenhorst. *Kryptogamen Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz*.
28. EMIL KÜHN, Zur Entwicklungsgeschichte der Andreaeaceen. Inaugural Dissertation. Leipzig, 1870, paru dans *Schenk und Luerssen. — Mittheilungen aus der Gesamtgebiete der Botanik*, 1871, I Heft avec 10 planches lithographiées.
29. SVEN BERGGREN, Analyse de la thèse de Kühn dans le *Botanische Zeitung* de 1872, pages 444 à 448 et 462 à 464.

30. ABBÉ F. MORIN, *Anatomie comparée et expérimentale de la famille des Muscinées. Anatomie de la nervure appliquée à la classification*. Rennes, 1893, in-4, 139 pages avec 24 planches.
31. JACQUES POTTIER, La parenté des Andréacées et des Hépatiques et un cas tératologique qui la confirme (*Bulletin du Muséum d'histoire naturelle de Paris*, année 1920, n° 4, pages 337 à 344, séance du 29 avril 1920).
32. KARL GOEBEL, Archegoniatenstudien. 1. Die einfachste Form der Moose (page 92 à 104), dans le tome 76 de *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung*. Marburg, 1892 (Ergänzungsband zum Jahrgang, 1892).
33. W.-J. JONGMANS, Ueber Brutkörper bildende Laubmoose. *Recueil des travaux botaniques néerlandais*, publié par la Société botanique néerlandaise. Volume III. Livraisons 1-2 (pages 67 à 162). Nimègue, 1907.
34. HUGO VON MOHL, Anatomische Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum*, nebst einem Nachtrage über den Bau der Blätter von *Dicranum glaucum* und *Octoblepharum albidum*. Publié dans *Flora oder allgemeine botanische Zeitung*. Regensburg, 1838, tome IV-1, pages 337 à 390. On trouvera ce qui concerne *Leucobryum* à la page 380 sous la rubrique : Zusatz zu vorstehenden Untersuchungen über die porösen Zellen von *Sphagnum*, betreffend den Bau der Blätter von *Dicranum glaucum* und *Octoblepharum albidum* (Geschrieben im November, 1837).
35. L.-C. TREVIRANUS, « Ueber den Bau einiger Laubmoose », avec une planche dans *Linnaea* de 1841 (On y parle des *Leucophanéées* aux pages 300, 301 et 302).
36. KARL MÜLLER, Ueber die Laubmoosgruppe der *Leucophaneen* Hampe. Publié dans *Linnaea*, volume XVII, 1843, pages 315 à 322, avec planche X.
37. HUGO VON MOHL, *Vermischte Schriften*, 1845, pages 310 à 313 pour *Leucobryum*.
38. WILHELM LORCH, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose (page 424 à 465 dans *Flora oder allgemeine botanische Zeitung*, 78 Band, 1894. C'est sa thèse de doctorat soutenue à Munich (Pour *Leucobryum glaucum*, voir de la page 425 à la page 434).
39. CARL CORRENS (a. ö. Professor der Botanik in Tübingen). *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge*. Mit 187 Abbildungen. Jena. Verlag von Gustav Fischer, 1899 (pages 45 à 50 pour le *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp.).
40. J. CARDOT, *Recherches anatomiques sur les Leucobryacées*. Cherbourg,

1900 (Spécialement pages 10 et 11 pour *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp. et planches II et III).

41. WILLIAM-HOLMES BURREL, Notes on a form of *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp.. Sch. Norwich Trans. N. Soc., 1908.
 42. L. LJUBITZKAJA, Recherches sur les formes du *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp. *Bulletin du Jardin impérial de botanique Pierre le Grand*, XIV, p. 351-419, 1914.
 43. JACQUES POTTIER, Sur la généralité de l'asymétrie foliaire chez les Mousses, page 475 dans le vol. 170, n° 8 (séance du 23 janvier 1920), des *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris*.
-

PLANCHES

EXPLICATION DES FIGURES

Tous les dessins (sauf les schémas) ont été faits à la chambre claire, le plus exactement possible, cellule par cellule, même les figures 129, 195 et 291, ainsi que les planches doubles XIII et XV.

PLANCHE I.

Fig. 1 et 2. — Coupes transversales passant par les cellules initiales de 2 tiges, entourées de leurs feuilles, d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 600 fois.

PLANCHE II.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 3 à 5 (feuille II). — Fig. 6 à 14 (feuille III). — Fig. 15 à 29 (feuille IV).

PLANCHE III.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 30 à 50 (feuille V). — Fig. 51 à 53 (Pointe de la feuille VI).

PLANCHE IV.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 54 à 63 (Bas de la feuille VI). — Fig. 64 à 71 (Pointe de la feuille VII).

PLANCHE V.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 72 à 89 (Suite de la feuille VII).

PLANCHE VI.

Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. — Fig. 90 à 92 (Base de la feuille VII). — Fig. 93 à 101 (feuille VIII).

PLANCHE VII.

Fig. 102 à 113. — Coupes transversales dans la feuille IX d'*Andreaea crassinervia* Bruch, grossies 300 fois. La figure 113 montre la base de la feuille IX se soudant à la tige.

Fig. 114 et 115. — Très jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, vues à plat, grossies 620 fois.

PLANCHE VIII.

Fig. 116 à 119. — Jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, vues à plat, grossies 620 fois.

Fig. 120, 121 et 123 à 128. — Contours de jeunes feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, vues à plat, grossies 54 fois.

La figure 122 représente, au grossissement de 620 fois, la pointe de la feuille d'*Andreaea crassinervia* Bruch, dont la figure 121 indique le contour.

PLANCHE IX.

Fig. 129. — Feuille adulte d'*Andreaea angustata* Lindberg, vue à plat, grossie 118 fois.

Fig. 130 à 132. — Pointes de feuilles adultes d'*Andreaea angustata* Lindberg, vues à plat, grossies 620 fois.

Fig. 133 à 136. — Très jeunes feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg, vues à plat, grossies 620 fois.

PLANCHE X.

Fig. 137 à 139. — Très jeunes feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg, vues à plat, grossies 620 fois.

Fig. 140 à 156. — Coupes transversales de feuilles d'*Andreaea angustata* Lindberg, grossies 600 fois. — Feuille I (Fig. 140 à 146). — Feuille II (Fig. 147 à 155). — Cellule initiale de la feuille III (Fig. 156).

PLANCHE XI.

Fig. 157 à 170. — Coupes transversales de la feuille III d'*Andreaea angustata* Lindberg, grossies 600 fois. Les figures 171 et 172 montrent l'insertion des feuilles f_1 et f_4 sur la tige.

PLANCHE XII.

Fig. 173 à 189. — Coupes transversales de la feuille IV d'*Andreaea angustata* Lindberg, grossies 600 fois.

PLANCHE XIII.

Fig. 190. — Coupe transversale passant par la cellule initiale d'une tige entourée de ses feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weiss, grossie 450 fois.

PLANCHE XIV.

Fig. 191 à 192. — Schémas pour expliquer le développement de la nervure du *Mnium undulatum* (L.) Weiss.

PLANCHE XV.

Fig. 194. — Coupe transversale de tige de *Mnium punctatum* (L.) Weiss, pratiquée à 60 micra de distance de la coupe représentée par la figure 190.

PLANCHE XVI.

Fig. 195. — Feuille adulte de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, grossie 50 fois (Elle avait 3^{mm},6 de long et 2^{mm},5 de large).

PLANCHE XVII.

Fig. 196. — Pointe et cellule initiale d'une jeune feuille de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, de 1/40 de millimètre de longueur, grossie 300 fois.

Fig. 197. — Pointe d'une jeune feuille de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig. Cette feuille avait 0^{mm},46 de longueur et 0^{mm},28 de largeur.

Fig. 198. — Coupe transversale d'une feuille adulte de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, grossie 450 fois.

PLANCHE XVIII.

Fig. 199, coupe (vers le milieu) et fig. 200, coupe (vers la base) d'une assez jeune feuille de *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig, grossies 300 fois.

PLANCHE XIX.

Fig. 201 et 202. — Schémas pour expliquer le développement de la nervure foliaire chez le *Mnium punctatum* (L. Schreber) Hedwig.

Fig. 203. — Schéma d'une coupe transversale de marge foliaire bien développée

PLANCHE XX.

Fig. 204 à 205. — Coupes transversales de feuilles ou de nervures foliaires de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth, grossies 300 fois.

PLANCHE XXI.

Fig. 225 à 246. — Coupes transversales de feuilles ou de nervures foliaires de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth, grossies 300 fois.

La figure 230 montre la fusion d'une nervure foliaire avec la tige et la sortie d'un rameau latéral.

PLANCHE XXII.

Fig. 247 et 248. — Coupes transversales de nervures foliaires de *Funaria hygrometrica* (L.) Sibth, grossies 300 fois.

Fig. 249 à 265. — Coupes transversales de feuilles de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossies 300 fois.

PLANCHE XXIII.

Fig. 266 à 282. — Coupes transversales de feuilles et de nervures foliaires de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossies 300 fois.

PLANCHE XXIV.

Fig. 283 à 289. — Coupes transversales dans les feuilles ou les nervures foliaires de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossies 300 fois.

Fig. 290. — Coupe transversale dans une oreillette de la base foliaire de *Dicranum scoparium* (L.) Hedwig, grossie 300 fois.

PLANCHE XXV.

Fig. 291. — Feuille d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., vue à plat, grossie 50 fois.

PLANCHE XXVI.

Fig. 292 à 312. — Coupes transversales de feuilles et de nervures foliaires d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., grossies 300 fois.

PLANCHE XXVII.

Fig. 313 à 323. — Coupes transversales de feuilles et de nervures foliaires d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., grossies 300 fois.

Fig. 324. — Coupe transversale dans la marge foliaire d'*Atrichum undulatum* P. Beauv., grossie 300 fois.

PLANCHE XXVIII.

Fig. 325. — Coupe transversale de nervure foliaire de *Barbula aciphylla* Br. Eur., grossie 450 fois.

Fig. 326 à 350. — Coupes transversales dans le poil terminal ou la partie supérieure de la feuille de *Barbula ruralis* Hedwig, grossie 620 fois.

PLANCHE XXIX.

Fig. 351 à 358. — Coupes transversales dans le poil terminal ou la feuille de *Barbula ruralis* Hedwig, grossies 620 fois.

Fig. 359. — Coupe transversale de bourgeon de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, passant par l'initiale de la tige, grossie 300 fois.

Fig. 360. — Coupes de la feuille 5 de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, plus près de la pointe de celle-ci que la coupe de cette feuille se trouvant dans la figure 359.

Fig. 361. — Coupe longitudinale d'une jeune feuille de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, grossie 300 fois.

PLANCHE XXX.

Fig. 362 à 365. — Contours de coupes en série faites de la pointe à la base d'un jeune bourgeon de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, grossies 52 fois.

Fig. 366 et 367. — Coupes longitudinales de 2 sommets de tiges de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, grossies 300 fois.

Fig. 368. — Coupe transversale de feuille adulte de *Leucobryum glaucum* (L.) Schimper, grossie 54 fois.

PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE I.

Série de feuilles d'*Andreaea crassinervia* Bruch, reconstituées en plastiline et vues par la face ventrale.

Fig. I à VIII grossies 200 fois.

Fig. IV ^{bis} et V ^{bis} grossies 240 fois.

Les figures IV ^{bis} et V ^{bis} représentent les feuilles IV et V vues de profil.

La figure VIII ^{bis} montre la feuille VIII sous une autre orientation.

PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE II.

Série de feuilles de *Mnium undulatum* (L.) Weiss reconstituées en plastiline et vues par la face ventrale.

Fig. I à XIII grossies vers 108 fois.

Les modèles VI ^{bis}, IX ^{bis} et XI ^{bis} sont les modèles VI, IX et XI vus sous une autre orientation.

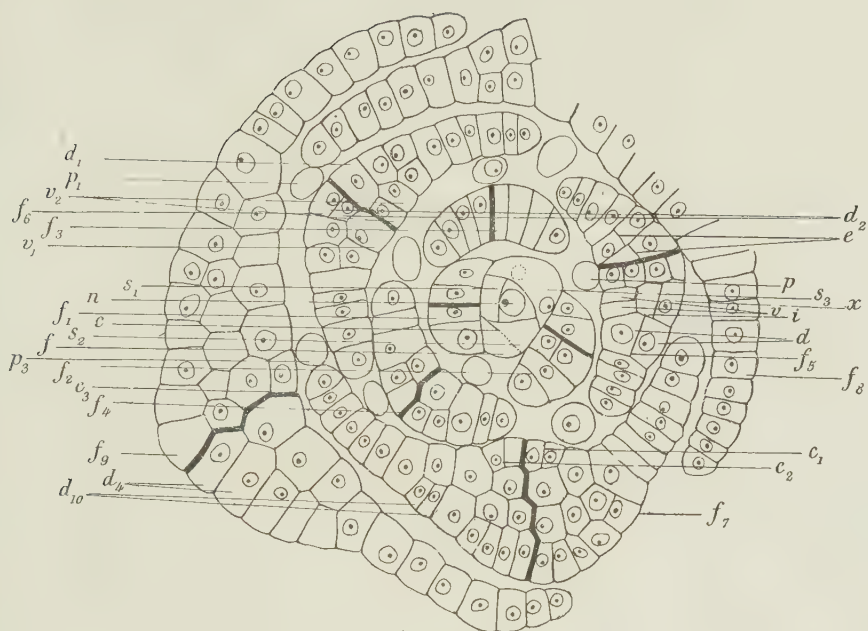


Fig. 1

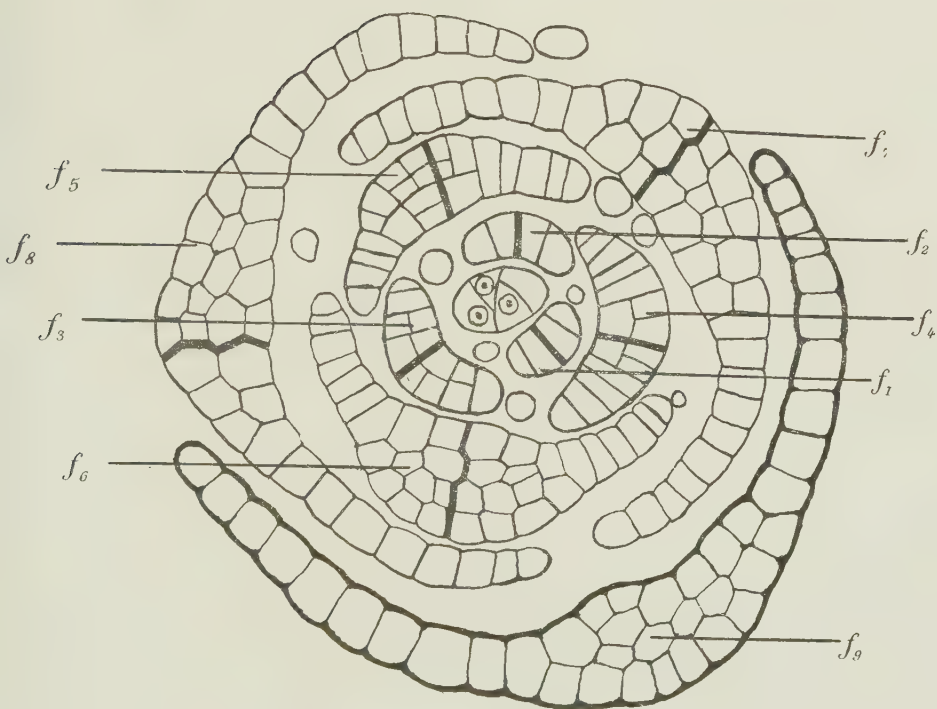


Fig. 2

PLANCHE II



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8



Fig. 9

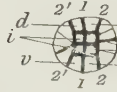


Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12

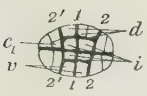


Fig. 13

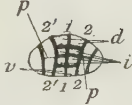


Fig. 14



Fig. 15



Fig. 16



Fig. 17

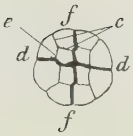


Fig. 18



Fig. 19



Fig. 20



Fig. 21



Fig. 22

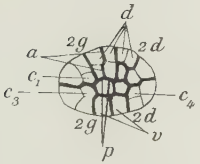


Fig. 23

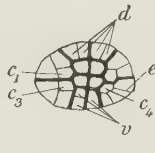


Fig. 24

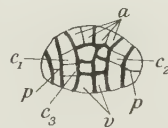


Fig. 25

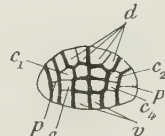


Fig. 26

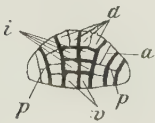


Fig. 27

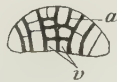


Fig. 28

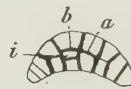


Fig. 29

PLANCHE III



Fig. 30



Fig. 31



Fig. 32



Fig. 33

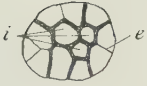


Fig. 34



Fig. 35

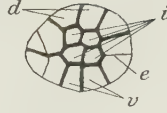


Fig. 36

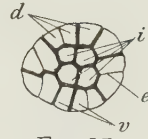


Fig. 37

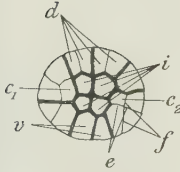


Fig. 38

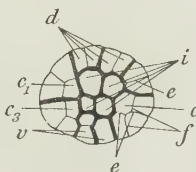


Fig. 39

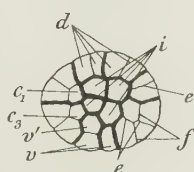


Fig. 40

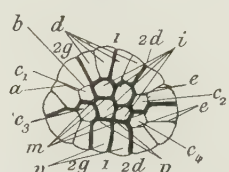


Fig. 41

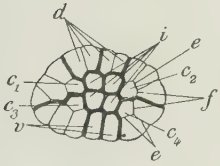


Fig. 42

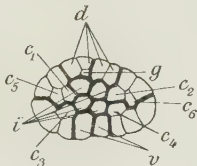


Fig. 43



Fig. 44



Fig. 45



Fig. 46



Fig. 47

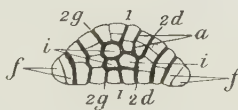


Fig. 48

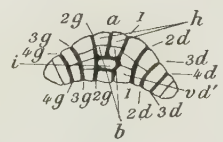


Fig. 49

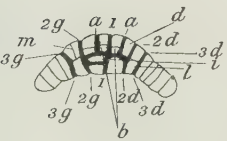


Fig. 50



Fig. 51



Fig. 52



Fig. 53

PLANCHE IV



Fig. 54



Fig. 55



Fig. 56



Fig. 57



Fig. 58



Fig. 59



Fig. 60



Fig. 61



Fig. 62



Fig. 63



Fig. 64



Fig. 65

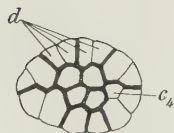


Fig. 66



Fig. 67



Fig. 68



Fig. 69



Fig. 70

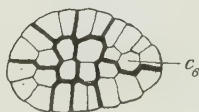


Fig. 71

PLANCHE V

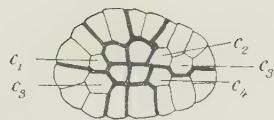


Fig. 72

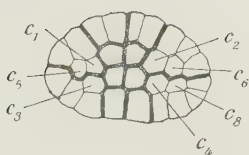


Fig. 73

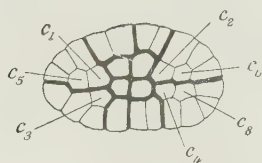


Fig. 74

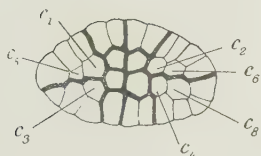


Fig. 75

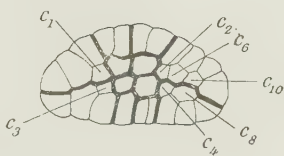


Fig. 76

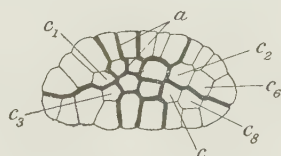


Fig. 77

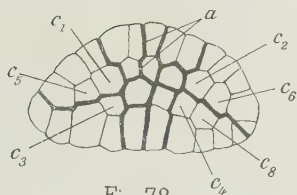


Fig. 78

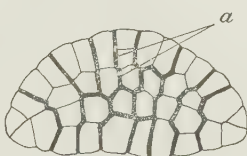


Fig. 79

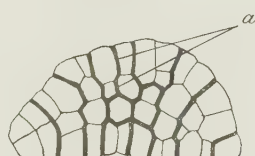


Fig. 80



Fig. 81

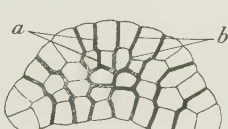


Fig. 82

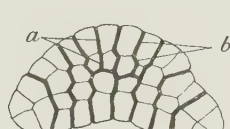


Fig. 83



Fig. 84



Fig. 85



Fig. 86

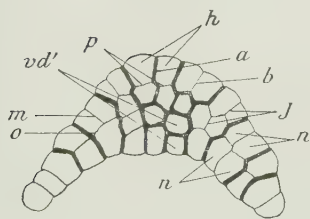


Fig. 87

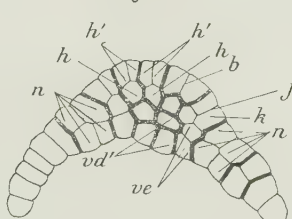


Fig. 88

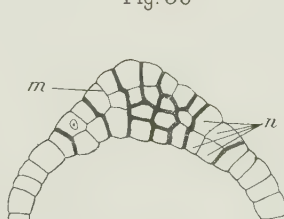


Fig. 89

PLANCHE VI

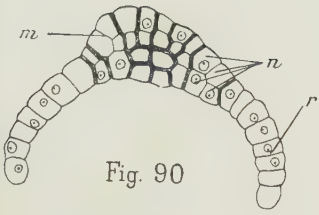


Fig. 90

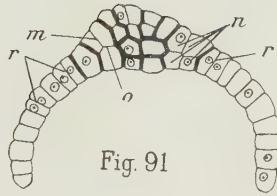


Fig. 91

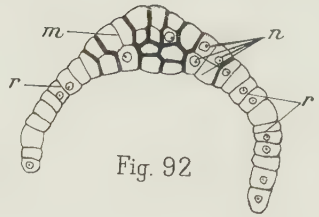


Fig. 92



Fig. 93

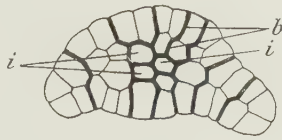


Fig. 94

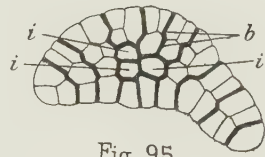


Fig. 95



Fig. 96

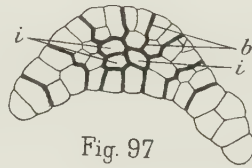


Fig. 97

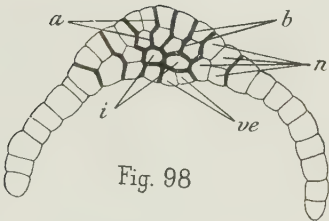


Fig. 98

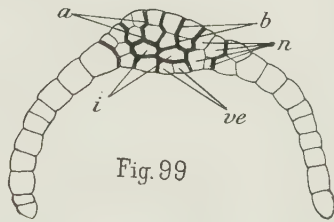


Fig. 99

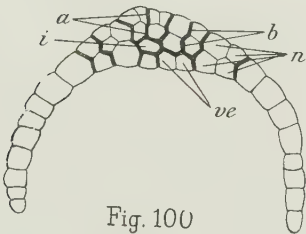


Fig. 100

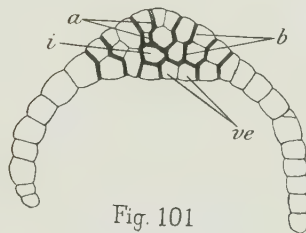


Fig. 101

PLANCHE VII

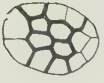


Fig. 102



Fig. 103

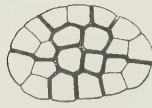


Fig. 104



Fig. 105



Fig. 106

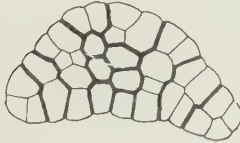


Fig. 107

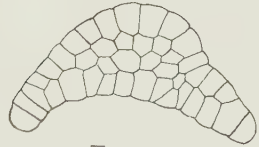


Fig. 108

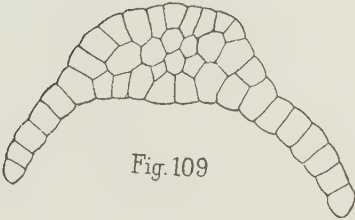


Fig. 109

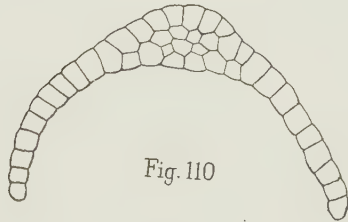


Fig. 110

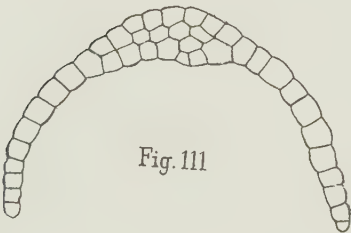


Fig. 111

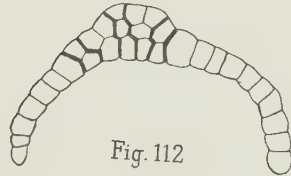


Fig. 112

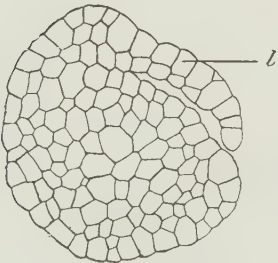


Fig. 113

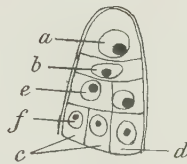


Fig. 114

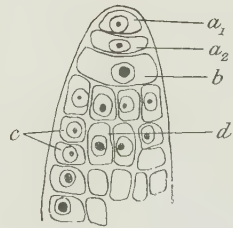


Fig. 115

PLANCHE VIII

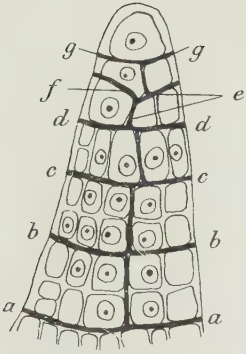


Fig. 116

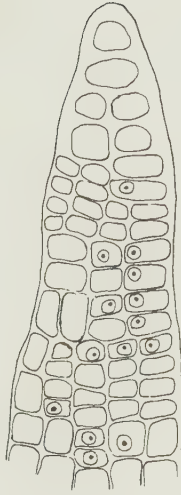


Fig. 117

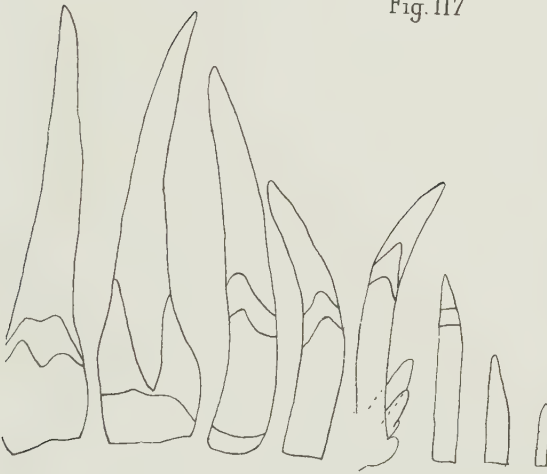


Fig. 128 Fig. 127 Fig. 126 Fig. 125 Fig. 124 Fig. 123 Fig. 121 Fig. 120

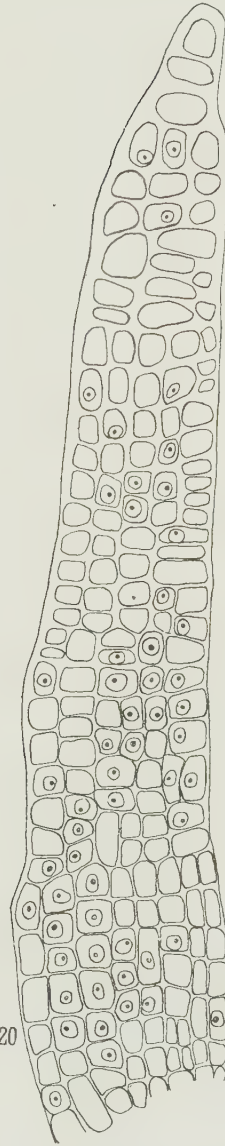


Fig. 118

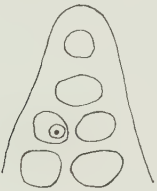


Fig. 122



Fig. 119

PLANCHE IX



Fig. 133



Fig. 132

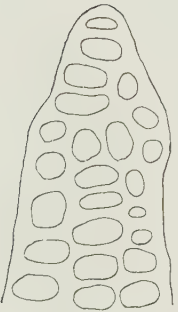


Fig. 130

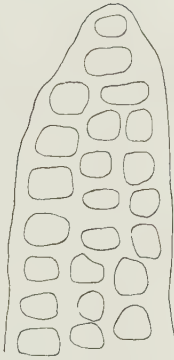


Fig. 131

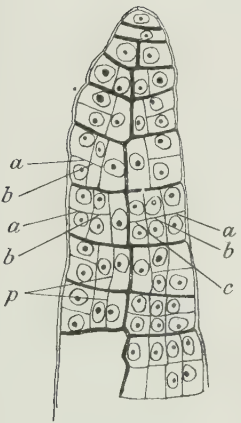


Fig. 135

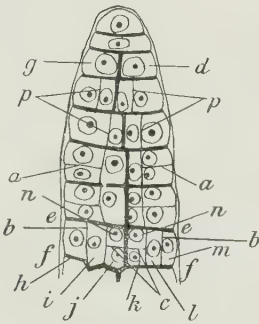


Fig. 136

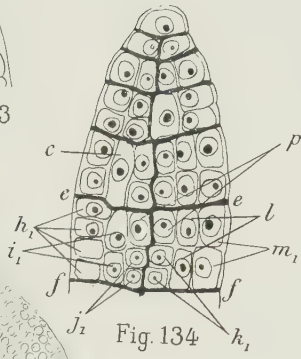


Fig. 134



Fig. 129

PLANCHE X



Fig. 137

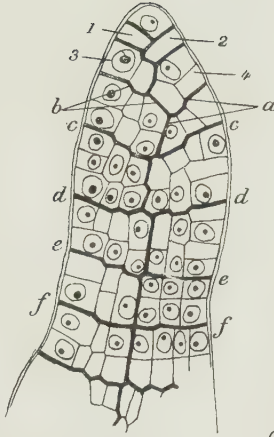


Fig. 138

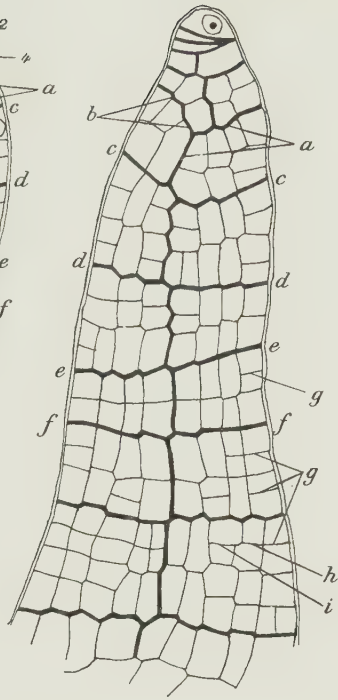


Fig. 139



Fig. 140



Fig. 141



Fig. 142



Fig. 143



Fig. 144

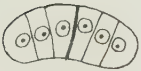


Fig. 145



Fig. 146



Fig. 147



Fig. 148



Fig. 149



Fig. 150



Fig. 151



Fig. 152



Fig. 153



Fig. 154

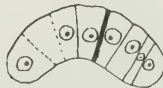


Fig. 155



Fig. 156

PLANCHE XI



Fig. 157



Fig. 158



Fig. 159



Fig. 160



Fig. 161



Fig. 162

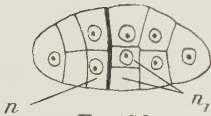


Fig. 163



Fig. 164



Fig. 165

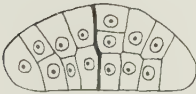


Fig. 166



Fig. 167



Fig. 168



Fig. 169

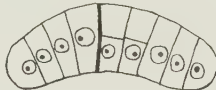


Fig. 170

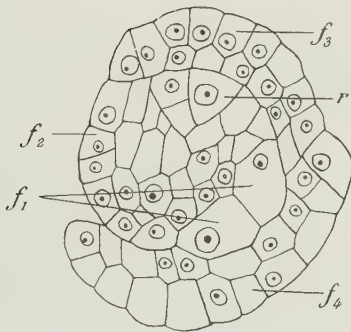


Fig. 171

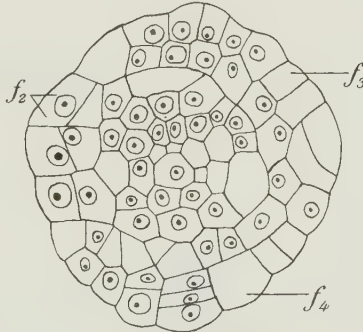


Fig. 172

PLANCHE XII



Fig. 173

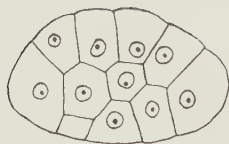


Fig. 174

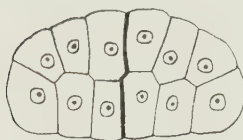


Fig. 175

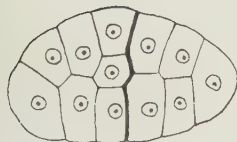


Fig. 176

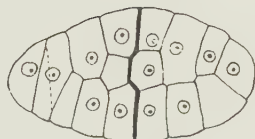


Fig. 177

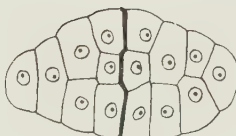


Fig. 178



Fig. 179

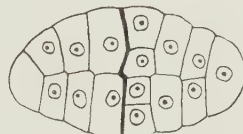


Fig. 180

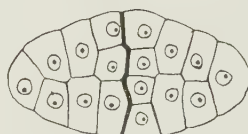


Fig. 181

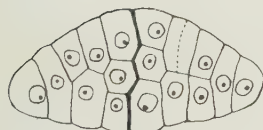


Fig. 182

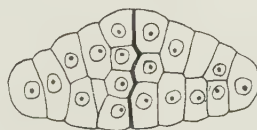


Fig. 183

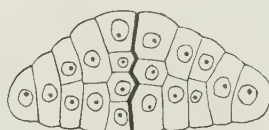


Fig. 184



Fig. 185



Fig. 186

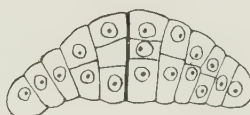


Fig. 187

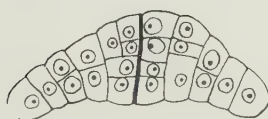


Fig. 188

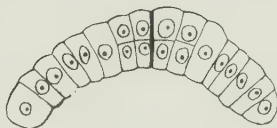


Fig. 189

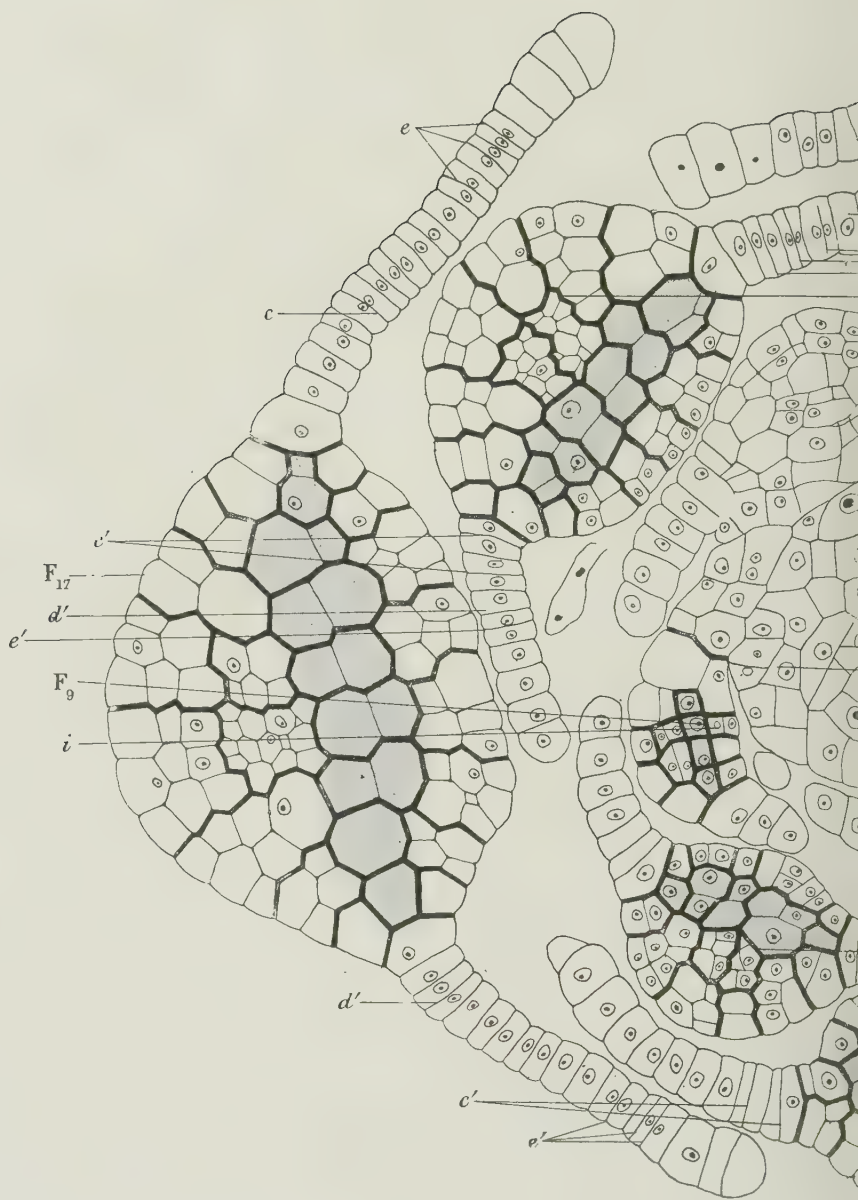
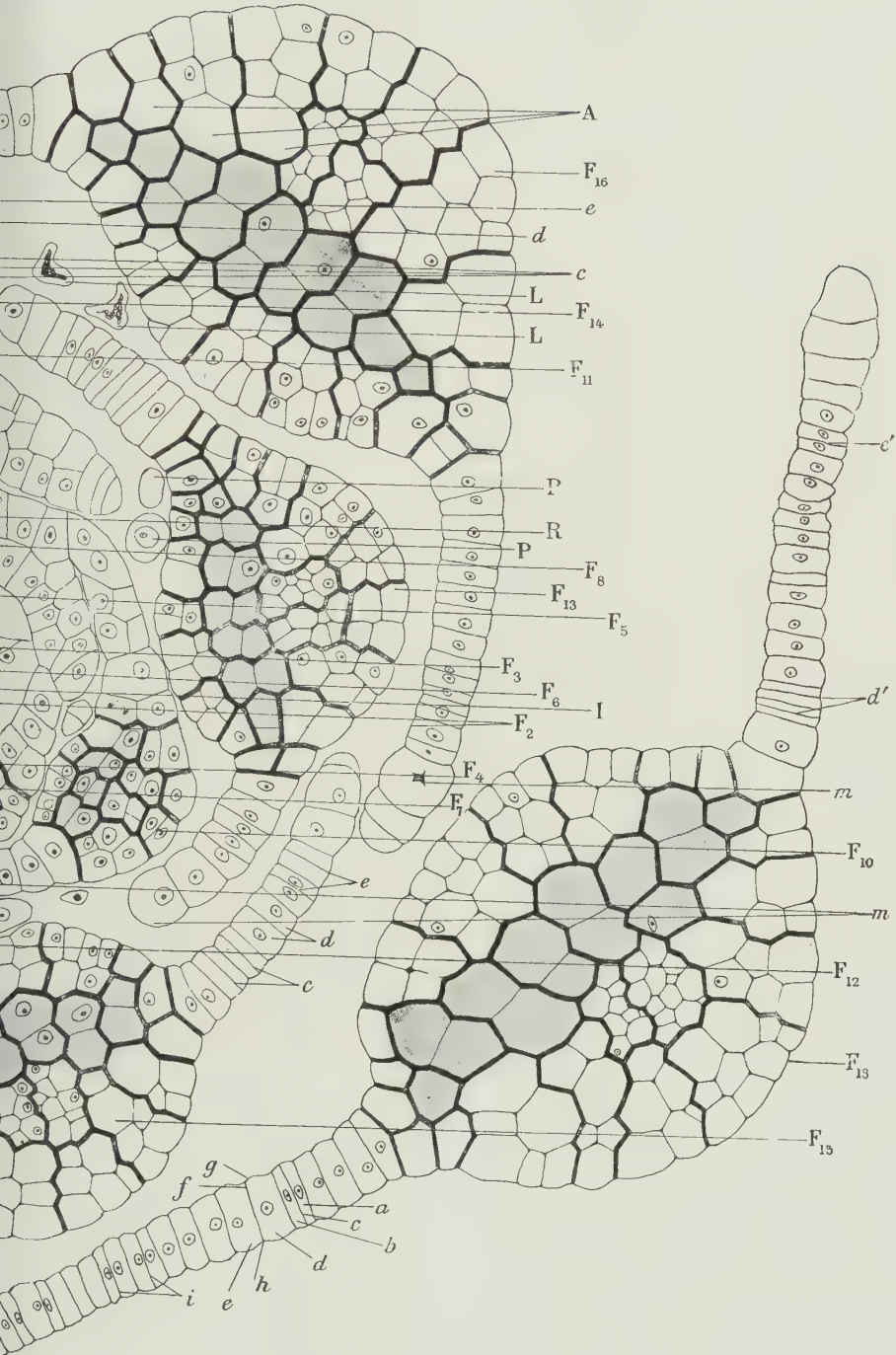


Fig. 190

PLANCHE XIII



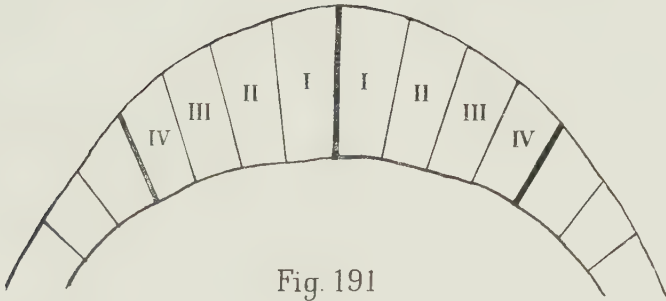


Fig. 191

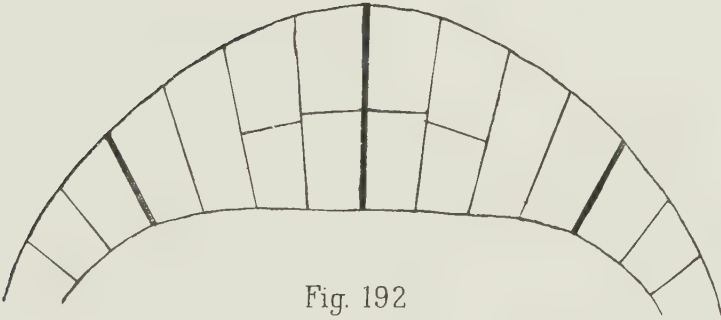


Fig. 192

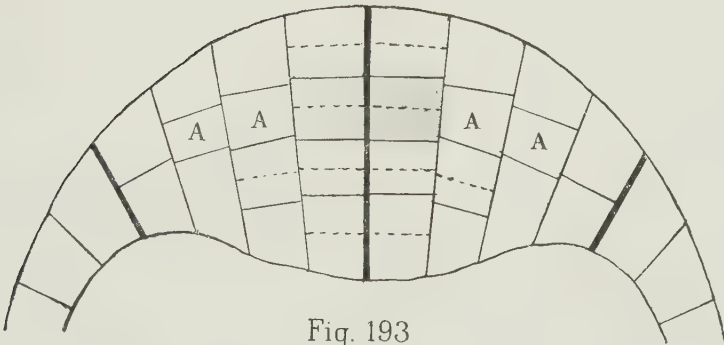


Fig. 193

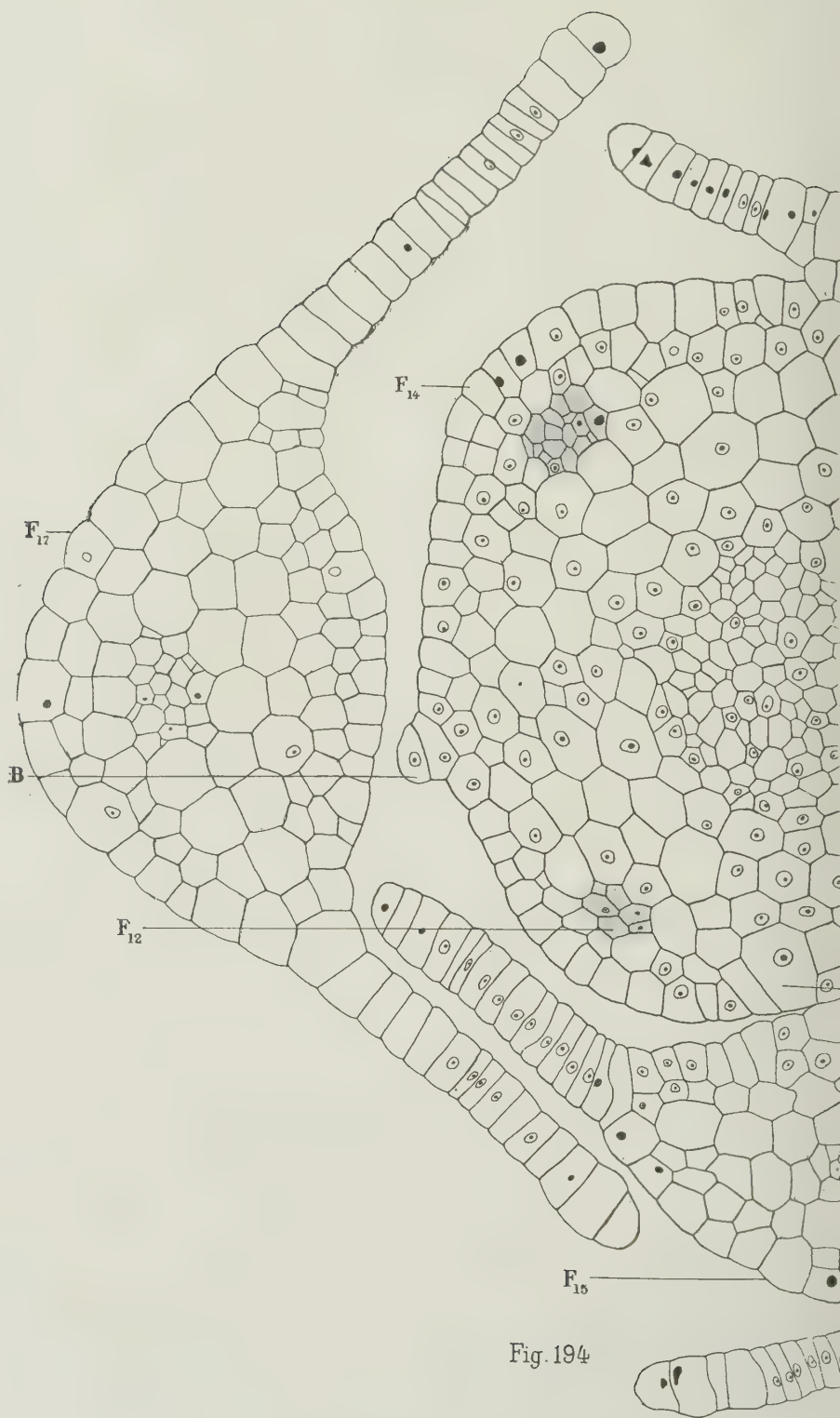


Fig. 194



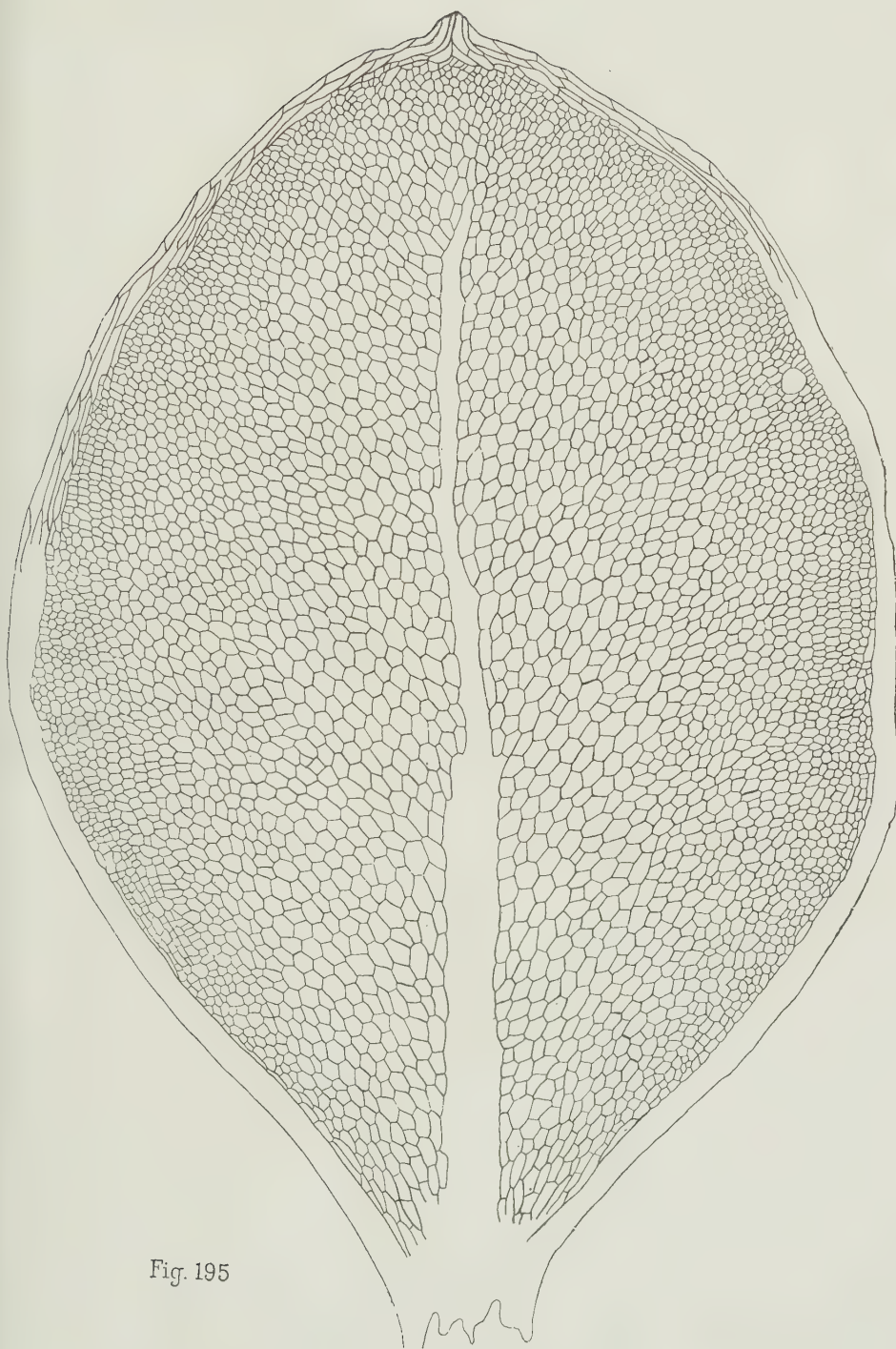


Fig. 195

PLANCHE XVII

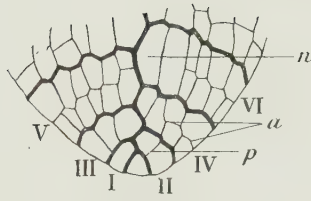


Fig. 196

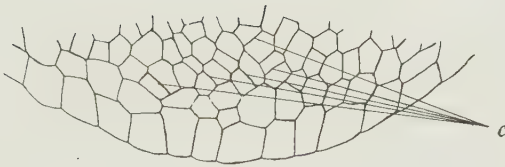


Fig. 197

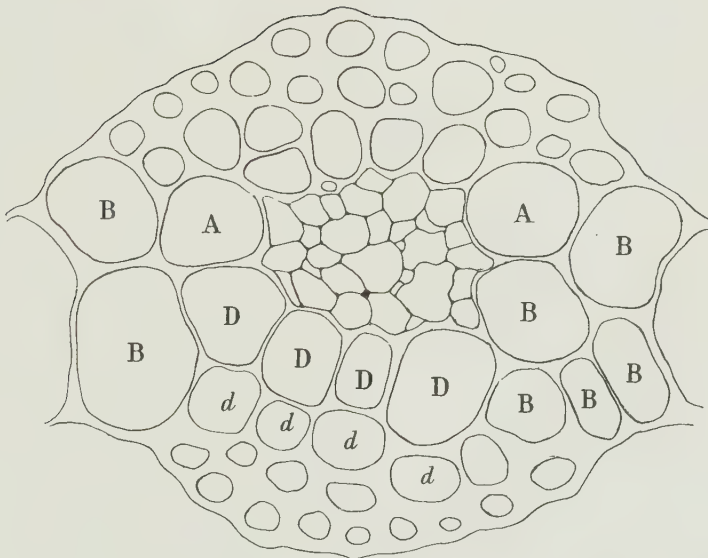


Fig. 198

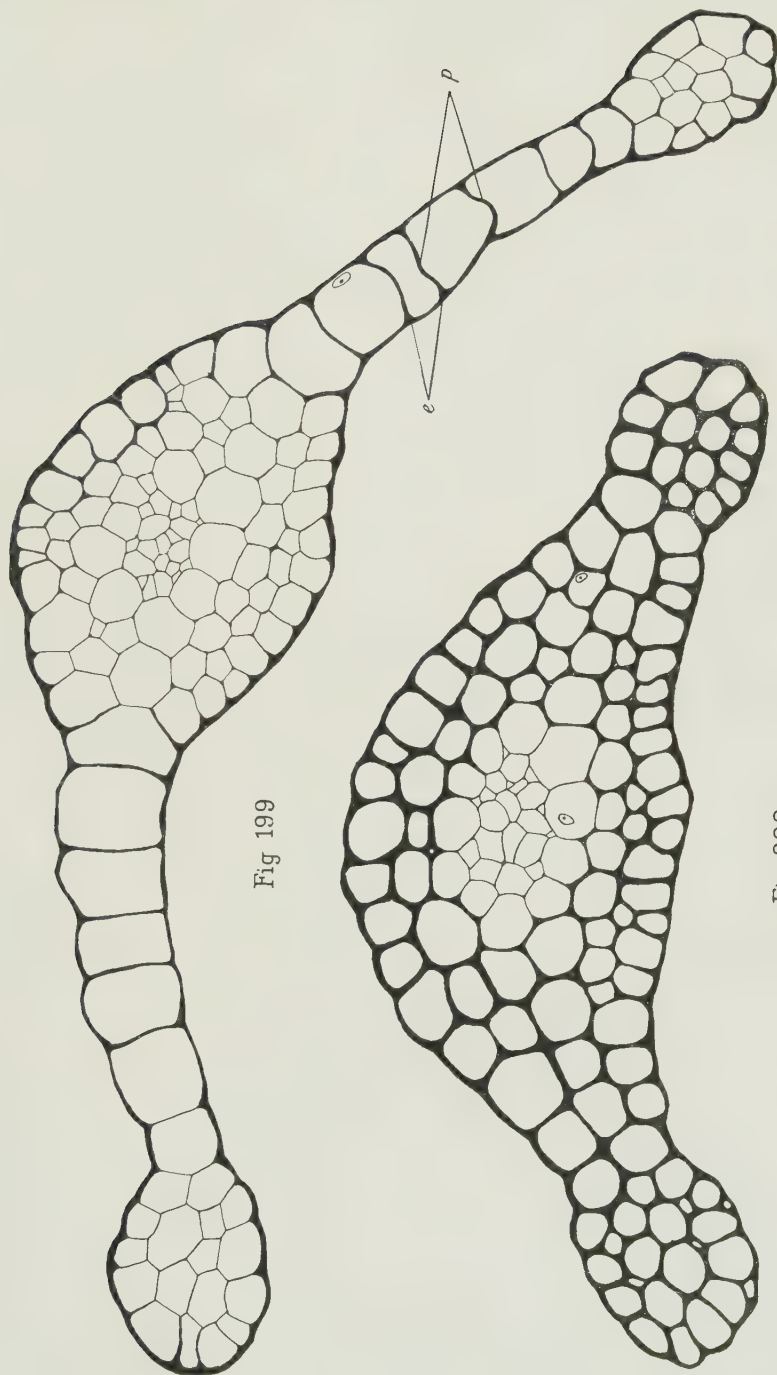


Fig 199

Fig. 200

PLANCHE XIX

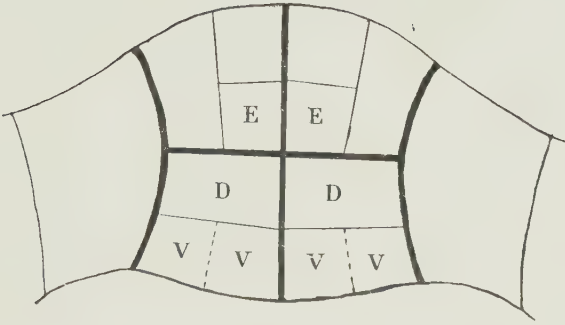


Fig. 201

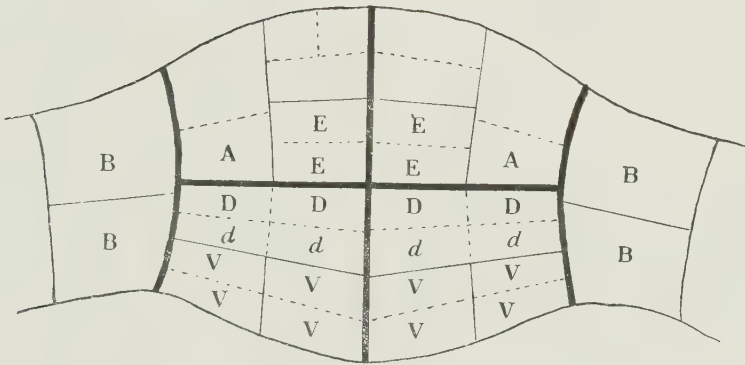


Fig. 202

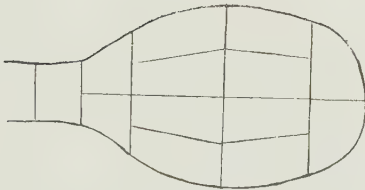


Fig. 203

PLANCHE XX



Fig. 204

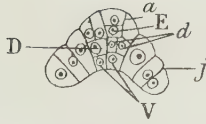


Fig. 205

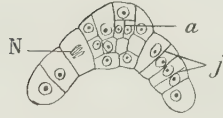


Fig. 206

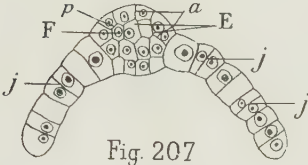


Fig. 207

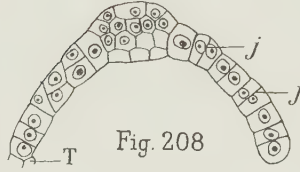


Fig. 208



Fig. 209



Fig. 210



Fig. 211

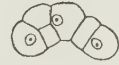


Fig. 212



Fig. 213

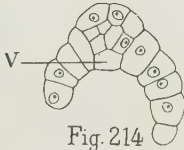


Fig. 214

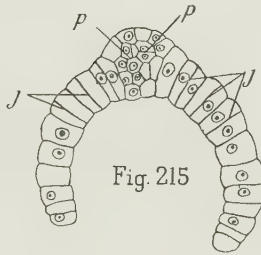


Fig. 215

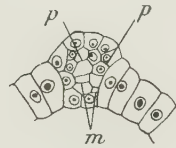


Fig. 216



Fig. 217



Fig. 218



Fig. 219



Fig. 220



Fig. 221

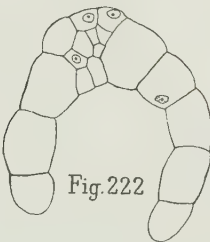


Fig. 222

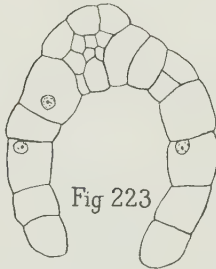


Fig. 223



Fig. 224

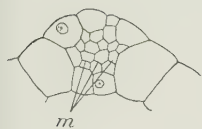


Fig. 225

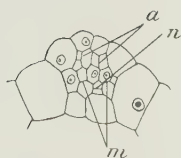


Fig. 226



Fig. 227

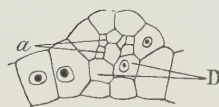


Fig. 228



Fig. 229

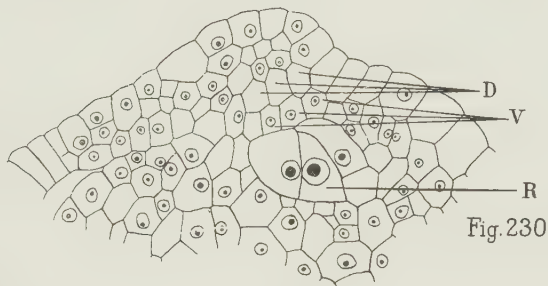


Fig. 230



Fig. 231

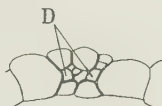


Fig. 232



Fig. 233



Fig. 234



Fig. 235



Fig. 236



Fig. 237



Fig. 238



Fig. 239



Fig. 240



Fig. 241



Fig. 242



Fig. 243



Fig. 244



Fig. 245

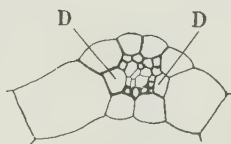


Fig. 246

PLANCHE XXII



Fig. 247

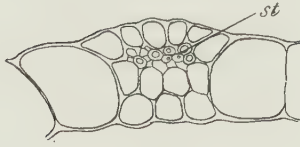


Fig. 248



Fig. 249



Fig. 250



Fig. 251



Fig. 252



Fig. 253



Fig. 254

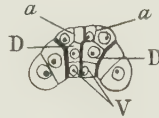


Fig. 255



Fig. 256



Fig. 257



Fig. 258

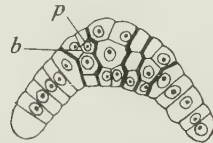


Fig. 259

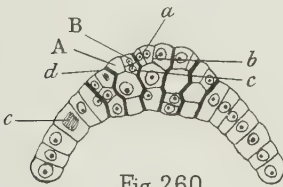


Fig. 260



Fig. 261



Fig. 262



Fig. 263



Fig. 264



Fig. 265

PLANCHE XXIII



Fig. 266

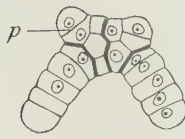


Fig. 267

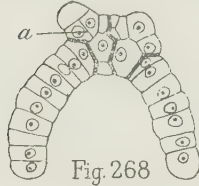


Fig. 268



Fig. 269



Fig. 270



Fig. 271



Fig. 272



Fig. 273



Fig. 274



Fig. 275



Fig. 276



Fig. 277

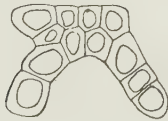


Fig. 278



Fig. 279

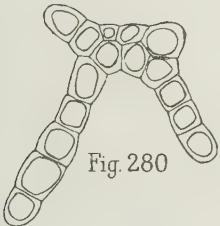


Fig. 280

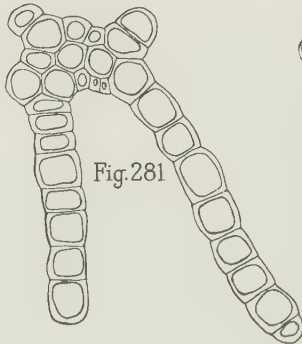


Fig. 281

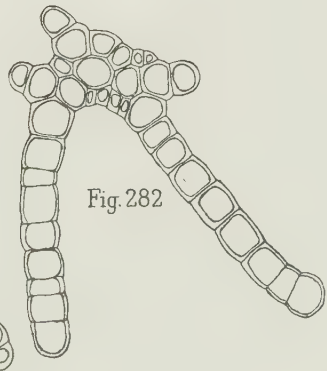


Fig. 282

PLANCHE XXIV

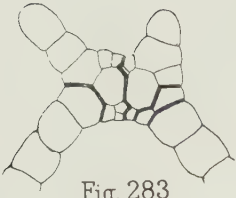


Fig. 283

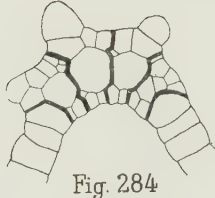


Fig. 284

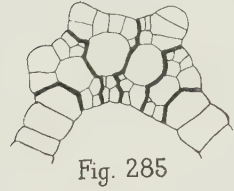


Fig. 285

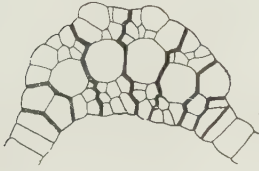


Fig. 286



Fig. 287

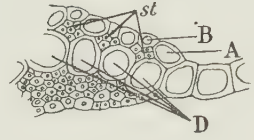


Fig. 288



Fig. 290

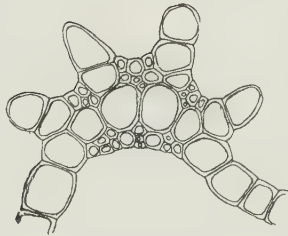


Fig. 289

PLANCHE XXV

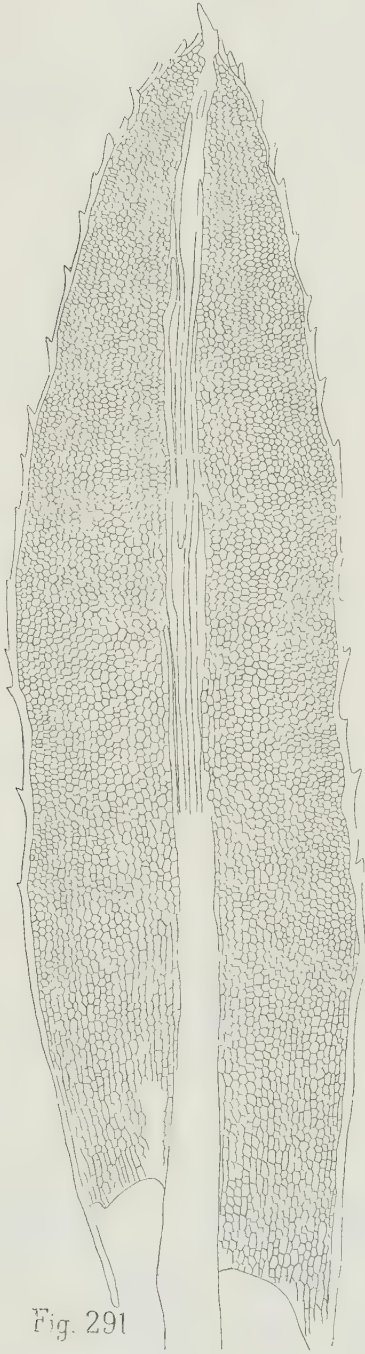


Fig. 291



Fig. 292

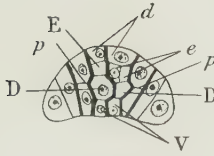


Fig. 293



Fig. 294



Fig. 295

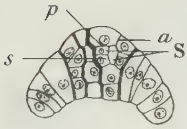


Fig. 296

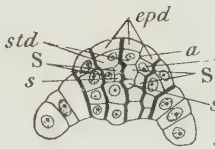


Fig. 297

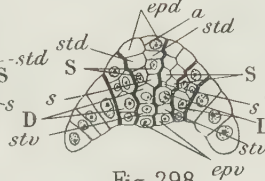


Fig. 298

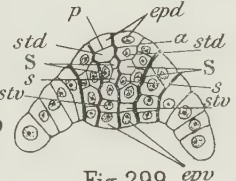


Fig. 299

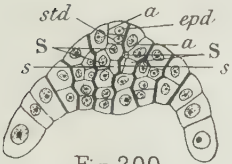


Fig. 300



Fig. 301



Fig. 302



Fig. 303



Fig. 304



Fig. 305



Fig. 306



Fig. 307

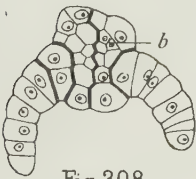


Fig. 308

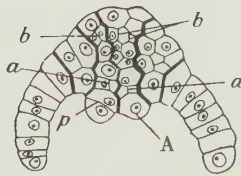


Fig. 309

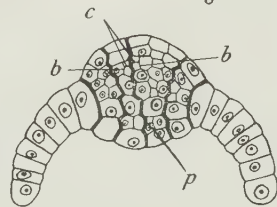


Fig. 310

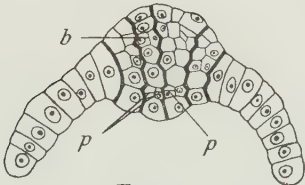


Fig. 311



Fig. 312

PLANCHE XXVII



Fig. 313



Fig. 314



Fig. 315

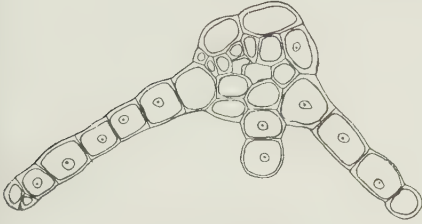


Fig. 316



Fig. 317

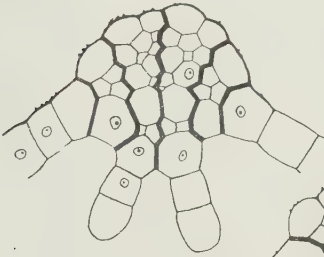


Fig. 318

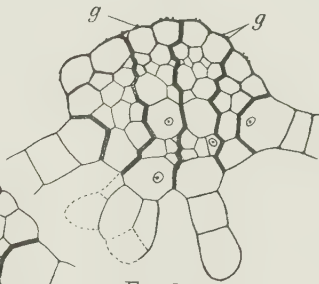


Fig. 319

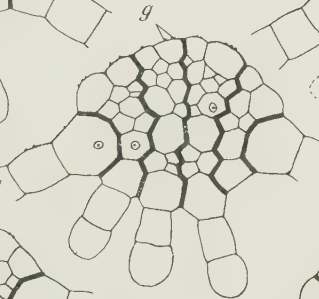


Fig. 320

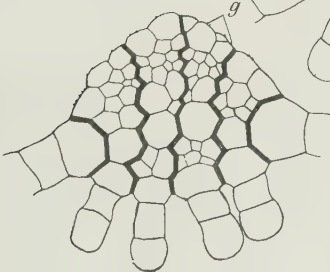


Fig. 321

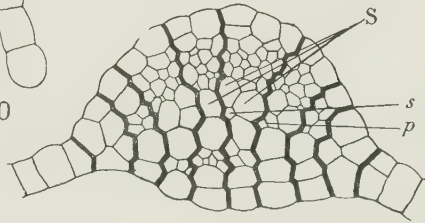


Fig. 322

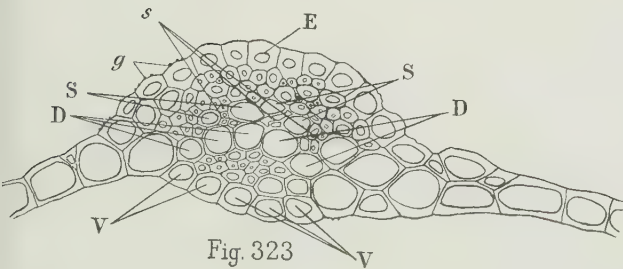


Fig. 323



Fig. 324

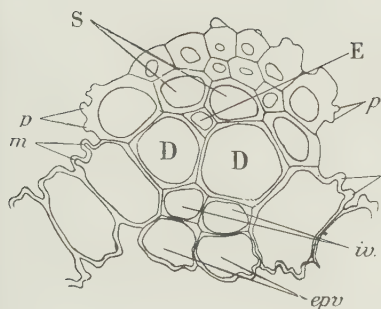


Fig. 325



Fig. 326



Fig. 327



Fig. 328



Fig. 329



Fig. 330



Fig. 331



Fig. 332



Fig. 333



Fig. 334

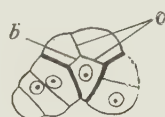


Fig. 335



Fig. 336



Fig. 337



Fig. 338



Fig. 339



Fig. 340

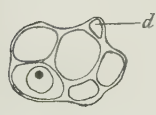


Fig. 341



Fig. 342



Fig. 343

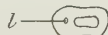


Fig. 344



Fig. 345



Fig. 346



Fig. 347



Fig. 348



Fig. 349



Fig. 350

PLANCHE XXIX



Fig. 351



Fig. 352



Fig. 353



Fig. 354

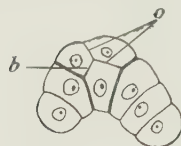


Fig. 355

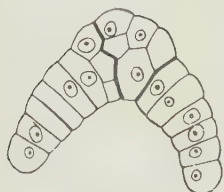


Fig. 356

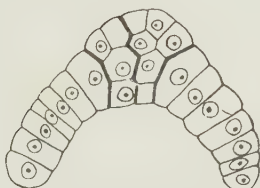


Fig. 357

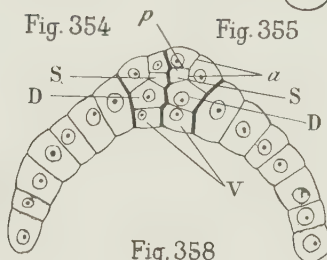


Fig. 358

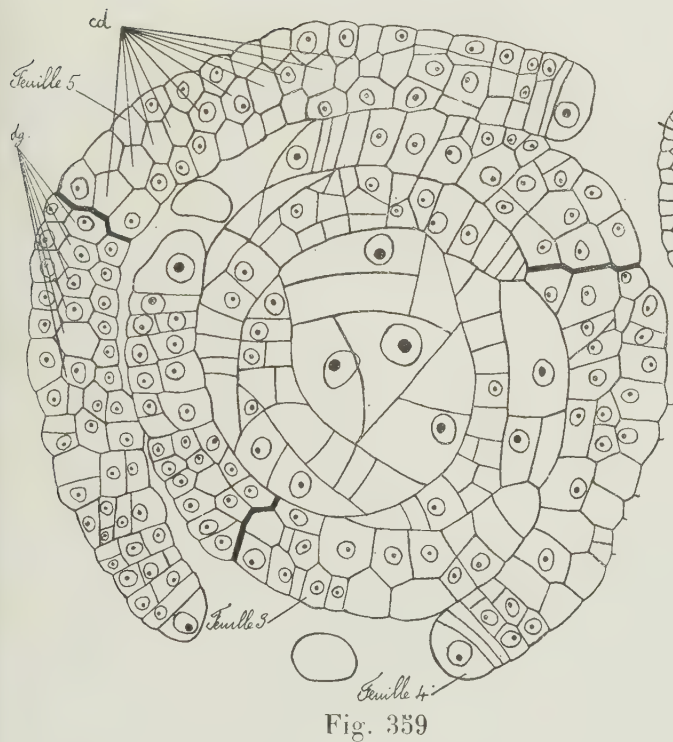


Fig. 359

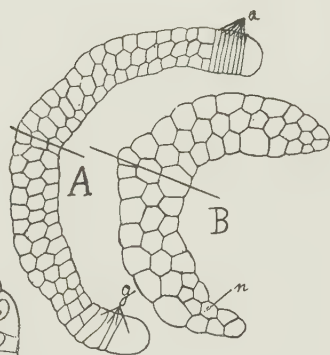


Fig. 360



Fig. 361

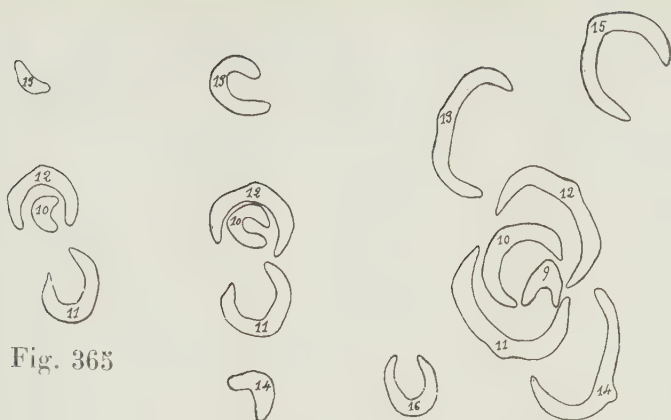


Fig. 365

Fig. 364

Fig. 363

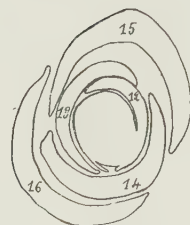


Fig. 362

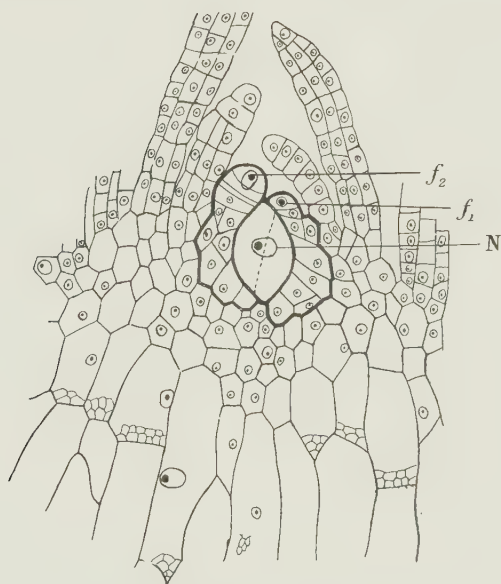


Fig. 366

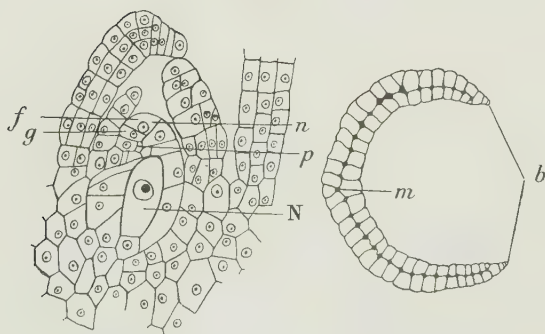


Fig. 367

Fig. 368

1	1
2	2
3	3
4	4
5	5
6	6
7	7
8	8
9	9
10	10
11	11
12	12
13	13
14	14
15	15
16	16
17	17
18	18
19	19
20	20
21	21
22	22
23	23
24	24
25	25
26	26
27	27
28	28
29	29
30	30
31	31
32	32
33	33
34	34
35	35
36	36
37	37
38	38
39	39
40	40
41	41
42	42
43	43
44	44
45	45
46	46
47	47
48	48

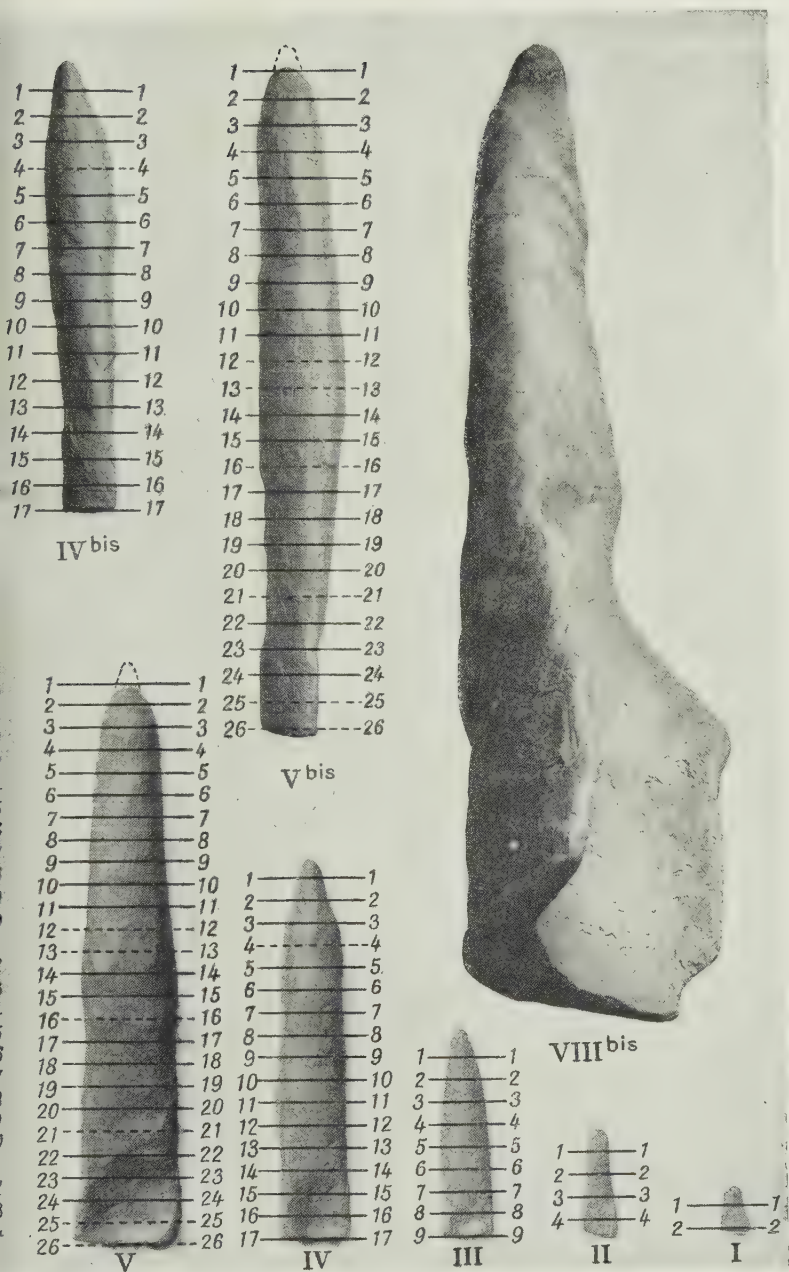
VIII

1	1
2	2
3	3
4	4
5	5
6	6
7	7
8	8
9	9
10	10
11	11
12	12
13	13
14	14
15	15
16	16
17	17
18	18
19	19
20	20
21	21
22	22
23	23
24	24
25	25
26	26
27	27
28	28
29	29
30	30
31	31
32	32
33	33
34	34
35	35
36	36
37	37
38	38
39	39
40	40
41	41
42	42
43	43
44	44
45	45
46	46
47	47
48	48
49	49
50	50
51	51
52	52
53	53
54	54

VII

1	1
2	2
3	3
4	4
5	5
6	6
7	7
8	8
9	9
10	10
11	11
12	12
13	13
14	14
15	15
16	16
17	17
18	18
19	19
20	20
21	21
22	22
23	23
24	24
25	25
26	26
27	27
28	28
29	29
30	30
31	31
32	32
33	33
34	34
35	35
36	36
37	37
38	38
39	39
40	40
41	41
42	42
43	43
44	44

PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE I





I



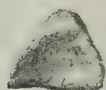
II



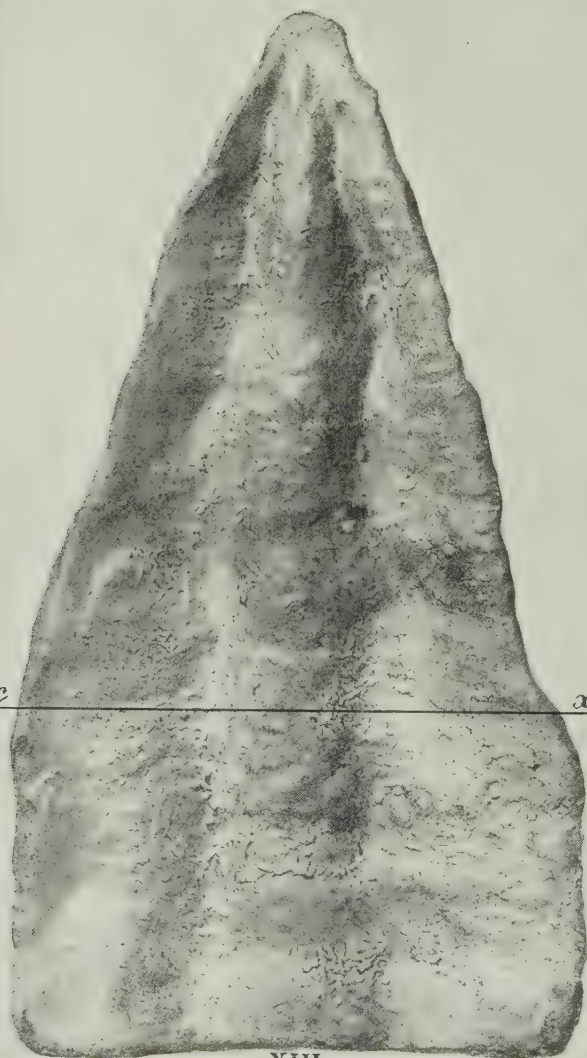
III



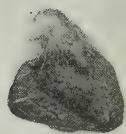
IV



V

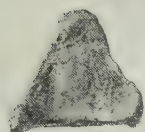


XIII

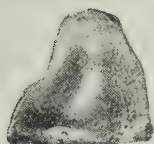


VI bis

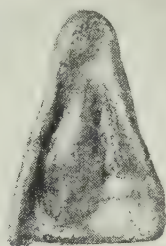
PLANCHE PHOTOGRAPHIQUE II



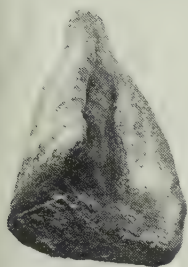
VII



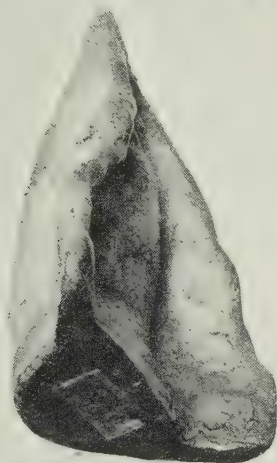
VIII



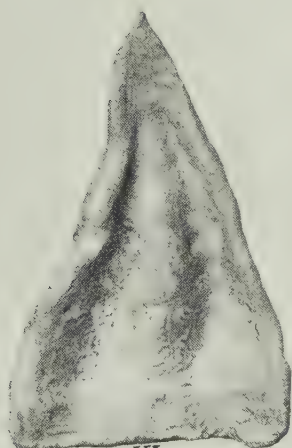
IX



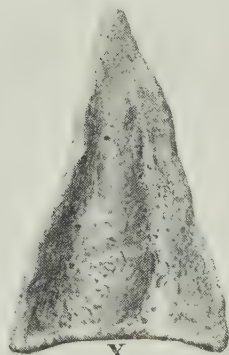
IX bis



XI bis



XI



X

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — *Les Rotifères : Organisation, développement et classification.*

MINÉRALOGIE. — *Les propriétés optiques de la cellulose.*

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 15 novembre 1920.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

M. MOLLIARD.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

PAUL APPELL.
